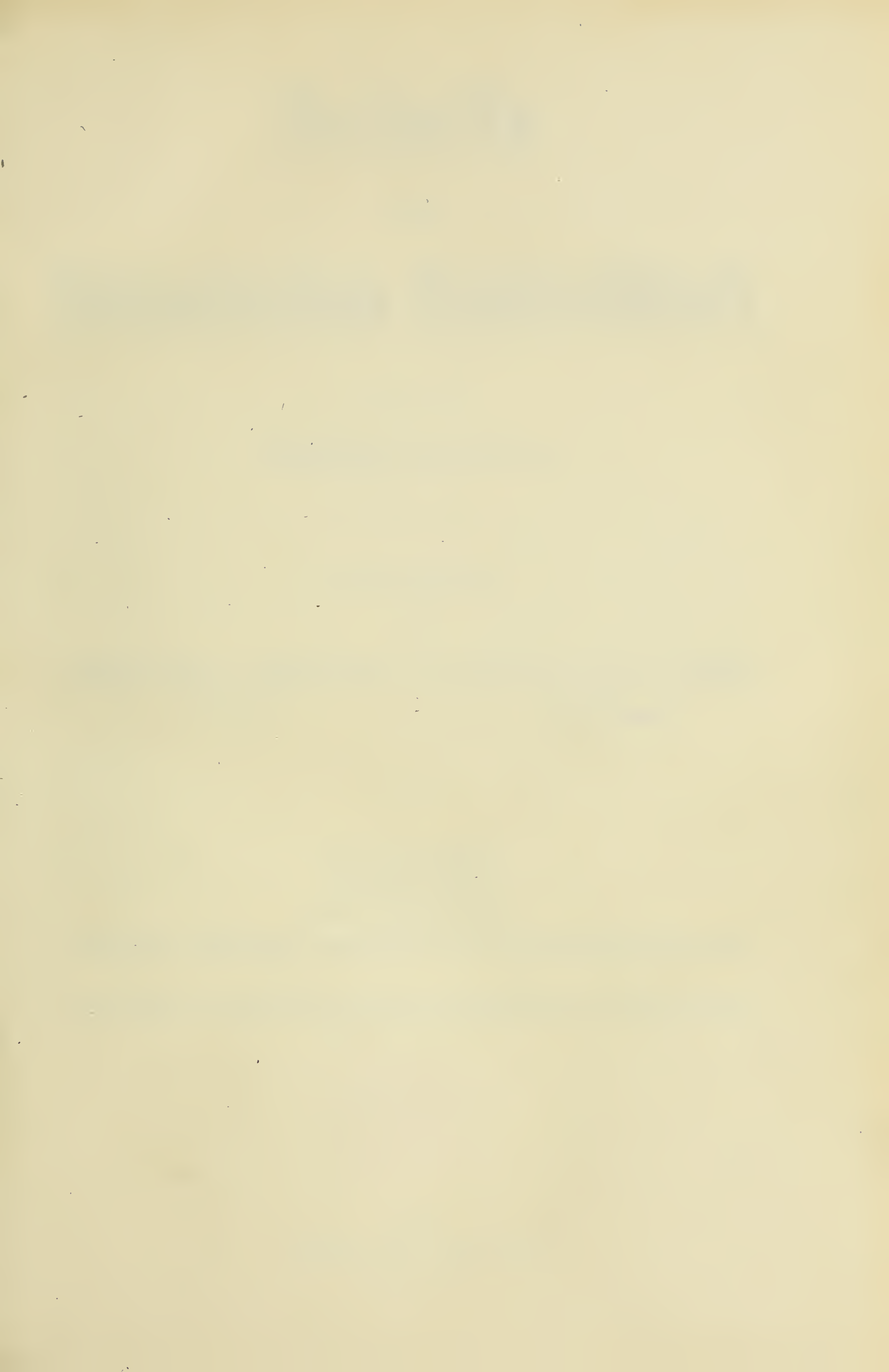
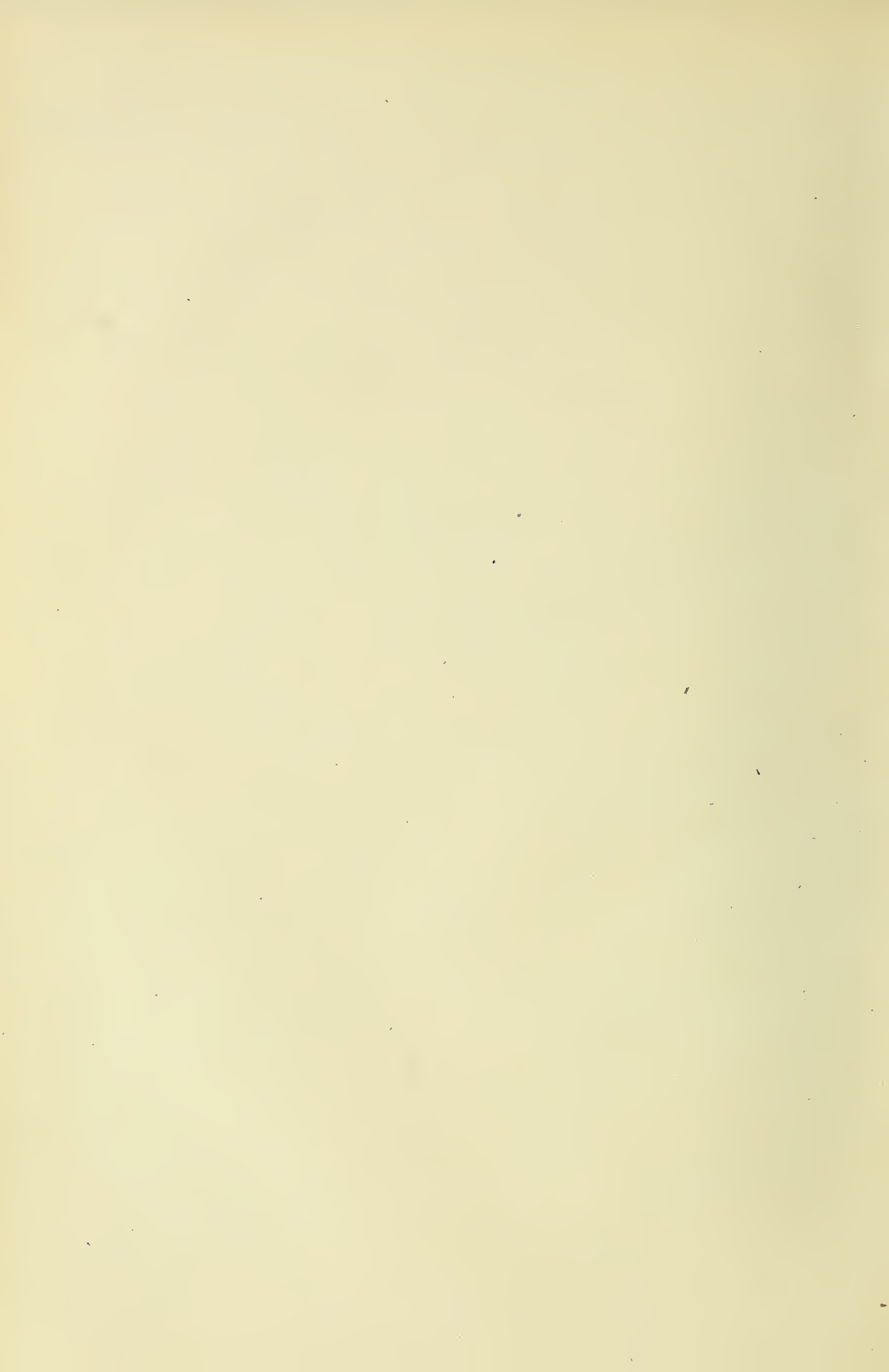






Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Marburg.

Band XXI.

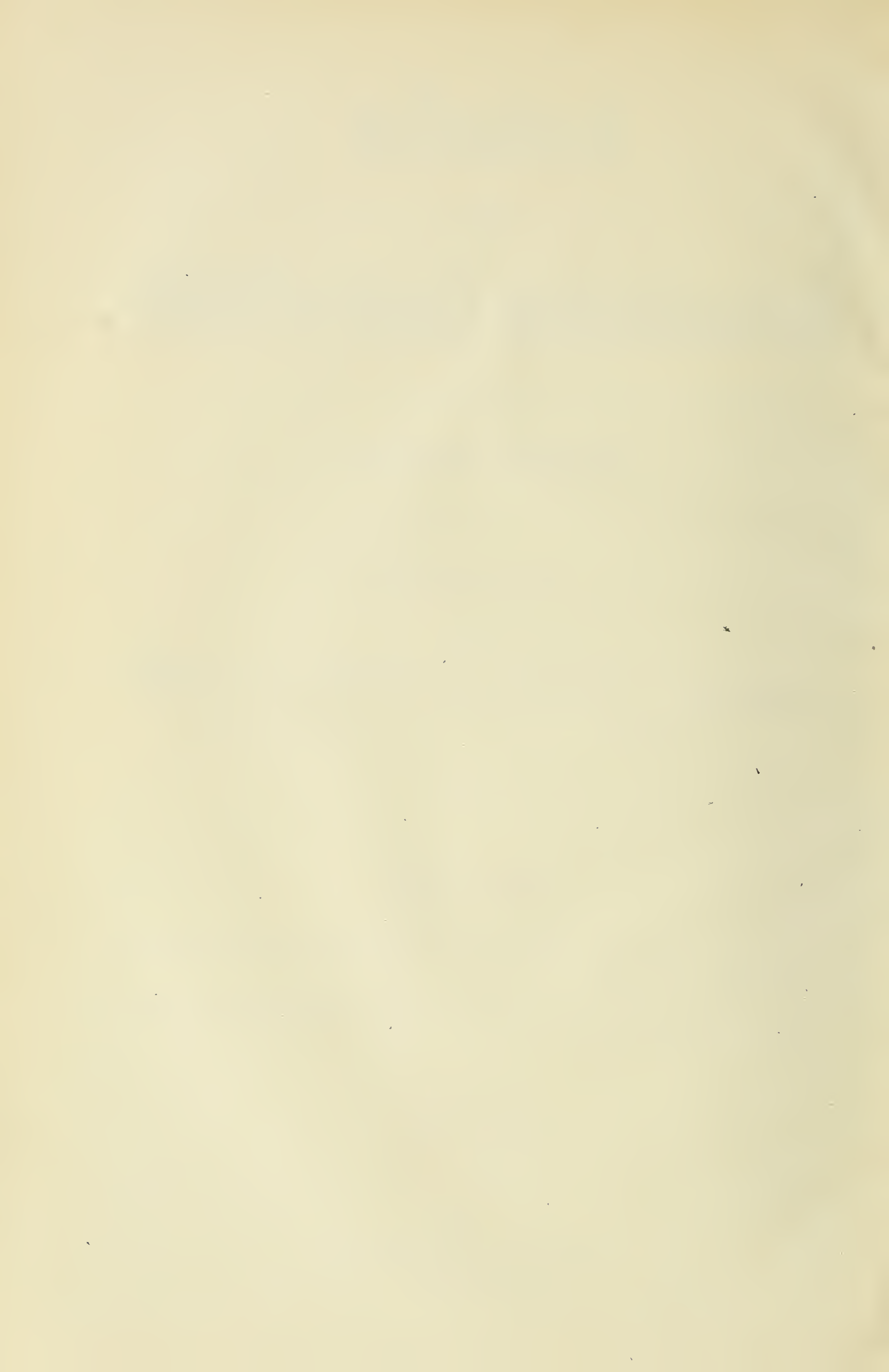
Erste Abteilung:

Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 13 Tafeln, 15 Abbildungen im Text und einer Tabelle der Keimversuche.



1907
Verlag von C. Heinrich
Dresden - N.



Inhalt.



Die Zellkernkrystalloide von Alectorolophus.

Ein Beitrag zur Kenntnis der physiologischen Bedeutung dieser Kerninhaltskörper.

Von

Adolf Sperlich.

Mit 4 Tafeln.

Vorbemerkungen.

Die Massen krystallisierten Eiweißes, die verhältnismäßig häufig bald innerhalb der Zellkerne, bald in den Chromatophoren oder frei im Plasma und im Zellsafte gefunden werden, faßt man jetzt allgemein als Reservestoffe, die je nach Bedarf in den Stoffwechsel der Pflanze wieder einbezogen werden, auf.[1]) Es sind die Experimente Leitgeb's, die Beobachtungen Zimmermann's, die letzten Untersuchungen über das Vorkommen der genannten Gebilde bei *Lathraea* von Heinricher und ganz besonders die Versuche Stock's, die zu dieser Auffassung führten.[2]) Neben den erwähnten Forschern haben sich noch andere entweder direkt mit dem Gegenstande beschäftigt oder gelegentlich anderweitiger Untersuchungen des Vorkommens von krystallisiertem Eiweiße Erwähnung getan. Eine Aufzählung aller dieser Arbeiten erscheint mir überflüssig, da auf Veröffentlichungen hingewiesen werden kann, in welchen sich die einschlägige Literatur bald mehr bald weniger vollständig angegeben findet, die Arbeiten von Zimmermann, Stock, Amadei und Bambeke.[3])

---

[1]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. III. Auflage. Leipzig 1904. S. 373.

[2]) Leitgeb, Krystalloide in Zellkernen. (Mitteilungen des botan. Instit. zu Graz. Heft 1. 1887.)

Zimmermann, Beiträge zur Morphol. u. Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft 1. Tübingen 1890. S. 54 ff. und Heft 2. 1891. S. 112 ff.

Heinricher, Über die Arten des Vorkommens von Eiweißkrystallen bei *Lathraea* und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXXV. Heft 1.)

Stock, Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalle. (Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VI. Breslau 1892.)

[3]) Zimmermann, a. a. O. und: Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. Eine kritische Literaturstudie. Jena 1896. S. 44—47.

Stock, a. a. O. S. 7—10 des Separatabdruckes.

Lernen wir durch die Einsichtnahme in die ziemlich umfangreiche Literatur zunächst die Tatsache kennen, daß Eiweißkrystalle in vielen Verwandtschaftskreisen des Pflanzenreiches[1]) sehr verbreitet sind, so ist es vor allem die schon genannte Arbeit Heinricher's, die uns über die Verbreitung dieser Inhaltskörper in den Organen und Geweben einer Pflanze unterrichtet. Heinricher weist die Eiweißkrystalle des Zellkernes und die bei *Lathraea* von ihm entdeckten freien Plasmakrystalle in allen Organen und in nahezu allen Geweben nach, für viele Zellen wird die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens ausgesprochen. Von Bedeutung für die Rolle, welche die Eiweißkrystalle im Haushalte der Pflanze spielen, ist ihr Auftreten „in nächster Nähe des Vegetationspunktes, in den unausgewachsenen jugendlichen Organen dieses und der Keimpflanzen, ihr stetes Vorkommen in den lebenskräftigsten Perioden der Stamm- und Blattgebilde.“ [2]) Das weitere Schicksal der nachgewiesenen Krystalle konnte indes Heinricher nicht verfolgen, *Lathraea* ist „mit ihrer unterirdischen Lebensweise und bei den Schwierigkeiten, welche ihre Aufzucht bietet,“ hiezu kein geeignetes Objekt. „Doch haben wir,“ schreibt Heinricher[3]) weiter, „in dem Vorkommen der Zellkern-Eiweißkrystalle, in wie es scheint allen halbparasitischen grünen *Rhinanthaceen* die Möglichkeit gegeben, durch variierte Kultur zur Lösung dieser Frage mehr minder entscheidend beizutragen. Eine derartige Untersuchung ist in meinem Institute in Angriff genommen.“

Wie Heinricher an anderer Stelle[4]) mitteilt, ist diese angekündigte Untersuchung nicht zur Veröffentlichung gelangt.

Durch meine Arbeit über die Saugorgane der grünen *Rhinanthaceen*[5]) wurde ich auf den Gegenstand gelenkt und begrüßte es mit großer Freude, als sich Prof. Heinricher damit einverstanden erklärte, daß ich erneute Untersuchungen über die Eiweißkrystalle bei *Alectorolophus* durchführe.

Vor allem mußte die Untersuchung, um eine möglichst genaue Kenntnis vom Schicksale der Krystalloide in den einzelnen Geweben zu gewinnen, eine sehr ausgedehnte sein. Es wurden von der Keimung bis zur Samenreife alle Entwicklungsstadien sämtlicher Organe der normal ernährten Pflanze zu Präparaten verarbeitet.

Amadei. Über spindelförmige Eiweißkörper in der Familie der Balsamineen. (Botan. Centralbl. Bd. LXXIII. 1898.)

Van Bambeke, Le mycélium de Lepiota meleagris (Sow.) Sacc. (Coccobotrys xylophilus [Fr.] Boud. et Pat.), (Mémoires de l'acad. Royale des sciences, des lettres et des beaux arts de Belgique. Tom. LIV. 1902. S. 11—16 des Separatabdruckes).

[1]) Daß diese Gebilde auch dem Tierreiche nicht fehlen, ist bekannt. Vergl. Zimmermann, Morphol. u. Physiol. des pflanzl. Zellkerns. S. 44. Bambeke, a. a. O. S. 11 ff.

[2]) Heinricher, a. a. O. S. 37 und 38.

[3]) A. a. O. S. 38.

[4]) Die grünen Halbschmarotzer. IV. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXVII. Heft 2. S. 285. Fußnote.)

[5]) Beiträge zur Kenntnis der Inhaltsstoffe in den Saugorganen der grünen *Rhinanthaceen*. (Botan. Centralblatt. Beihefte. Bd. XI. Heft 7. 1902.)

Dazu kamen Individuen, die in Dichtsaat ohne Beigabe einer anderen Pflanzenart als Wirt gezogen wurden, und vollkommen autotrophe Exemplare. Endlich wurde auch versucht, den Halbschmarotzer selbständig in Nährlösung zu kultivieren, um auch die Produkte dieser Kultur in die Untersuchung einzubeziehen. Ein solcher Versuch gelang, wie später näher ausgeführt werden soll. Gearbeitet wurde vorzüglich mit *Alectorolophus Alectorolophus (Scop.) Stern.*, meist jedoch auch eine zweite Art, *Alectorolophus subalpinus Stern.* mituntersucht.

Über die Behandlung der mit Hilfe des Mikrotoms gewonnenen zahllosen Schnitte brauche ich nicht viel mitzuteilen. Es wurde die von Zimmermann[1]) angegebene Methode angewendet: Fixierung des Materials mit Sublimat-Alkohol, Vorfärbung der zur Paraffineinbettung hergestellten Organstücke mit Delafield'schem Hämatoxylin, Färbung der Mikrotomschnitte mit Säurefuchsin. Von der einfachen Säurefuchsinfärbung ohne Vorfärbung mit Hämatoxylin wurde fast durchwegs abgesehen, da die Erfahrung lehrte, daß die Doppelfärbung besonders in Geweben, die zumeist in Teilung begriffene Zellen enthalten, allein imstande ist, eine gute, einwandfreie Differenzierung der verschiedenen, geformten Inhaltskörper des Kernes zu geben. In derart behandelten Schnitten erscheinen, wie schon Zimmermann[2]) mitgeteilt hat, die Krystalloidmassen leuchtend rot, die Nukleolen purpurn oder violett, die übrigen Kernbestandteile blau.

Ich will gleich hier feststellen, daß sich die ganze Arbeit lediglich auf Krystalloide der Zellkerne bezieht. In anderen Zellbestandteilen gelagerte Eiweißkrystalle wurden im ganzen verarbeiteten Materiale durchwegs vermißt. Damit soll nicht gesagt sein, daß anderswo als im Zellkerne eingeschlossene Eiweißkrystalle durchaus fehlen;[3]) dies gilt besonders rücksichtlich der Chromatophorenkrystalle, die ja nach Zimmermann[4]) durch eine andere Behandlung der Schnitte nachgewiesen werden.

Für die bildliche Darstellung der Zellkerne wählte ich den mikrophotographischen Weg, da jede zeichnerische Wiedergabe dieser Verhältnisse mehr minder Phantasieprodukt ist. Freilich geben die Photogramme nichts von der schönen Farbendifferenzierung, die das Auge wahrnimmt, und stets nur eine optische Ebene, von den vielen, die bei den angewendeten starken Vergrößerungen durch den Zellkern gelegt werden können. Diese Nachteile habe ich durch eine möglichst genaue Tafelerklärung wenigstens teilweise zu beheben versucht.

---

[1]) Beiträge zur Morpholog. und Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft II. S. 133 ff.

[2]) A. a. O. S. 120 u. 121.

[3]) Nach einer Notiz Heinricher's (Über die Arten des Vorkommens usw. S. 44) fand Bode im Plasma der Zellen des Keimlings stäbchenförmige Eiweißkrystalle; diesen Befund konnte ich nicht bestätigen.

[4]) Beiträge zur Morph. und Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft II. S. 144 ff.

Dank weiß ich an dieser Stelle meinem Lehrer, Prof. Heinricher, für mannigfaltige Unterstützung, Dank meinem Freunde, Privatdoz. Wagner, für die Einführung in die Technik der Mikrophotographie und für die Hilfe bei vielen photographischen Aufnahmen.

Über Entstehung und Auflösung der Krystalloide im Zellkerne.

Nach Zimmermann[1]) und Bambeke[2]) scheint die Entstehung der Krystalloide nicht überall gleich vor sich zu gehen. Bald resultieren sie aus der Fusion von noch nicht krystallisierten rundlichen Kerninhaltskörpern, die übrigens die gleichen Reaktionen aufweisen, wie die Krystalle; auf diese Weise entstehen z. B. nach Zimmermanns[3]) Angabe und Zeichnung die Kernkrystalle im Blatte von *Polypodium ireoides*. Borzì[4]) sieht die Krystalloide bei *Convolvulus* im Innern von Eiweißvakuolen auftreten. Bei den von Stock[5]) untersuchten Arten sind die Eiweißmassen im Zellkerne sofort bei ihrer Entstehung von krystalliner Gestalt.

Auch ich trachtete, mich über die Entstehungsweise der Kernkrystalle bei *Alectorolophus* zu unterrichten. Zu diesem Zwecke wurden zunächst junge Organe, die Vegetationspunkte und Keimpflanzen der Untersuchung unterzogen. Was ich hier sehen konnte, deckt sich vollkommen mit den von Stock angegebenen Verhältnissen. In den mit Hämatoxylin und Säurefuchsin gefärbten Schnitten durch die genannten Entwicklungsstadien und Regionen der Pflanze heben sich die großen violetten Nukleolen und die leuchtend roten Eiweißmassen vom übrigen blaugefärbten, dichten Kerninhalt ab. Wenn die roten Körper eine Größe erreicht haben, die dem Auge eine Verfolgung ihrer Umrisse gestattet, so kann in den meisten Fällen zweifellos die krystalline Form festgestellt werden; Krystalloidmassen, die unter 2 μ Durchmesser haben, entziehen sich einer genauen Beurteilung ihrer Gestalt.

Untersucht man aber Kerne in nahezu vollständig ausgestalteten Geweben, etwa der tiefer gelegenen Partieen der Sproßvegetationsspitze, so werden die Bilder deutlicher und klarer. In vielen Fällen bemerkt man, wie die nunmehr meist deutlich ihre Gestalt zeigenden Krystalle einzeln oder in Mehrzahl in einer durch eine scharfe Kontur vom übrigen Kernraume getrennten Höhlung liegen. Daß die Umgebung der Krystalle im Zellkerne sich anders als die übrige Masse des Kernes zeigt, ist schon früheren Forschern nicht entgangen, wie aus den Zeichnungen hervorgeht, welche krystallführende Kerne darstellen. Betrachten wir die den genannten

[1]) Zimmermann, Die Morpholog. und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns. S. 46.

[2]) Bambeke, Le mycélium de Lepiota meleagris. S. 14—15.

[3]) Zimmermann, Beiträge zur Morph. und Physiol. der Pflanzenzelle. Heft 1. S. 66—68 und Tafel II, Fig. 30—35.

[4]) Borzì, Sui cristalloidi nucleari di Convolvulus. (Contrib. alla biol. e fisiol. vegetale. Vol. I. 1894 (zitiert nach Zimmermann).

[5]) Stock, a. a. O. S. 13—14.

Arbeiten Zimmermann's und Stock's beiliegenden Tafeln, so sehen wir häufig, daß die das Kerngerüst darstellende Punktierung in der Umgebung der Krystalle ausläßt, daß die Krystalle in einem weiß gelassenen Hofe liegen. Eine scharfe Begrenzung dieses Hofes, die nach meinen Beobachtungen tatsächlich existiert, lassen diese Darstellungen meist vermissen.

Besonders leicht sichtbar wird die Grenzkontur des Hohlraumes, wenn die Krystalloide sich in Auflösung befinden oder ganz herausgelöst sind. Man vergleiche den in der linken Hälfte von Fig. 5a auf Tafel 3 dargestellten Kern. Die Krystallreste[1]) liegen in einer gegen die übrige Kernmasse scharf umgrenzten Höhlung. Ebenso zeigen die in Fig. 10 b und 15 derselben Tafel dargestellten Kerne, aus denen die Krystalle vollständig verschwunden sind, die scharfen Grenzen des Hohlraumes. Ein Kern in Figur 10b weist zwei Hohlräume auf, andere Kerne aus meinen Präparaten zeigen sogar über zwei.

Die Kontur des Hohlraumes gibt auch häufig die Gestalt des ursprünglich darin vorhandenen Krystalls oder der Krystallgruppe getreu wieder. Betrachten wir den in der linken Hälfte von Fig. 5b auf Tafel 3 befindlichen Kern, so sehen wir das eben Mitgeteilte gut dargestellt. Hier ist die Krystallgruppe noch nicht ganz gelöst, Fig. 14 derselben Tafel zeigt uns einen Kern mit vollständig gelöster Krystallgruppe, Fig. 8 in der rechten Hälfte den Raum eines gelösten Einzelkrystalls. Diese Bilder erinnern ganz an das Plasmahäutchen, welches man nach künstlicher Auflösung der Kalkkrystalle in vielen Geweben beobachten kann. Die scharfe Abgrenzung des Hohlraumes, in welchem die Massen krystallisierten Eiweißes liegen, gegen die übrige Kernsubstanz ist nicht ein Produkt der Fixierung, denn schon Leitgeb[2]) stellt die Existenz dieses „Hüllhäutchens“ an lebendem Materiale fest.

Wenn nun die ausgebildeten Krystalloide in einem durch ein deutlich erkenntliches Häutchen abgegrenzten Hohlraume des Kernes liegen, und auch die Stadien der Auflösung in diesem Hohlraume zu verfolgen sind, so liegt der Gedanke nahe, daß die Bildung der Krystalloide tatsächlich in Vakuolen des Kernes vor sich geht. Dieser Vorgang ist aber jedenfalls nicht gleichverlaufend wie der Prozeß, den Wakker und Werminski[3]) für die Entstehung der

---

[1]) Über die Färbung der Inhaltskörper dieses und der übrigen Kerne vergleiche die Tafelerklärung.

[2]) Über die Auflösung der Kernkrystalle im Blatte von *Pinguicula* schreibt Leitgeb u. a.: „Bei anderen (Kernen) erscheint nur das Hüllhäutchen in der Form des ursprünglichen Krystalls erhalten, die Innenmasse aber bis auf einzelne isolierte Bruchstücke herausgelöst.“ (A. a. O. S. 121.)

[3]) Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XIX. 1888. S. 423 ff. über Bildung der Aleuronkörner. S. 453 ff.)

Werminski, Über die Natur der Aleuronkörner. (Berichte der Deutsch. botan. Gesellsch. Bd. VI. 1888. S. 199 ff.)

Bekanntlich hat Lüdtke, Beiträge zur Kenntnis der Aleuronkörner. (Jahrb. für wissensch. Bot. Bd. XXI. 1890. S. 112 ff.) die von den zwei eben genannten Forschern festgestellte Tatsache, daß die Aleuronkörner und ihre etwaigen Ein-

Aleuronkörner und deren Einschlüsse aus Vakuolen des Endospermplasmas angeben. Wäre er es, so müßte man vor der Krystallbildung in den Kernen der Masse der Krystalle entsprechend große Vakuolen entstehen sehen, was nicht zutrifft. Nach den gemachten Beobachtungen scheint es am wahrscheinlichsten, daß die in der ursprünglich äußerst kleinen, optisch nicht nachweisbaren Vakuole sich sammelnden Stoffe hier sehr bald zu krystallisiertem Eiweiß werden. Diese zwei Prozesse, das Eindringen der Stoffe in die Vakuole und das Krystallisieren derselben, gehen also Hand in Hand und werden weiter fortgesetzt, immer wieder krystallisieren die neu hinzukommenden Stoffe bald nach dem Eintritte in die Vakuole; dadurch wächst die Masse krystallisierten Eiweißes zugleich mit der Vakuole. In den Präparaten zeigen sehr viele Krystalle den umgebenden Hof und dessen Grenzhäutchen ganz deutlich, bei anderen hingegen wird weder Hof noch Grenzhäutchen bemerkbar. Dies erklärt sich nach meiner Ansicht dadurch, daß im ersten Falle im Augenblicke der Fixierung neben der gefestigten Eiweißmenge auch noch Flüssigkeit die Vakuole erfüllte, im zweiten Falle aber aller Inhalt der Vakuole bei der Fixierung fest war, so daß das Grenzhäutchen durch den Druck der außerhalb der Vakuole im übrigen Kernraume befindlichen Flüssigkeit eng an die Krystalle angepreßt und darum nicht sichtbar wird. Die Tatsache, daß das Häutchen während und nach der Auflösung der Krystalle häufig die ursprünglichen Konturen dieser zeigt, erkläre ich mir dadurch, daß die Auflösung in diesen Fällen ungemein rasch erfolgte, und die fixierten Bilder Zustände gleich bei oder bald nach Beginn des Auflösungsprozesses wiedergeben.

Die Eiweißkrystalle erreichen durch fortgesetztes Wachstum mitunter eine derartige Ausdehnung, daß sie den ganzen Kernraum auszufüllen scheinen. Betrachtet man die von Zimmermann[1]) dargestellten Zellkerne aus der Fruchtknotenwand von *Alectorolophus major* oder die vom Entdecker dieser Kerninhaltskörper Radl-

---

schlüsse durch Austrocknen von Eiweißvakuolen entstehen, in welche sie sich beim Keimen durch Wasseraufnahme zurückverwandeln, in Frage gestellt. Besonders nachdrücklich tritt Lüdtke gegen den experimentellen Nachweis dieses Prozesses vonseiten Werminski's auf. Ich will an dieser Stelle nur anhangsweise bemerken, daß die Bilder, welche ich aus meinen Präparaten von Endospermen reifender Samen gewonnen habe, mit den Angaben Wakker's und Werminski's gut übereinstimmen. Die Präparate wurden nicht ad hoc, sondern zum Nachweis von Kernkrystallen hergestellt, sind also nach der eingangs mitgeteilten Methode behandelt. Im hellblau gefärbten Plasma der Endospermzellen sind von einer scharfen Kontur umgrenzte farblose Vakuolen zu erkennen, in welchen die Aleuronkörner als leuchtend rote Kügelchen von verschiedener, dem Entwicklungsstadium entsprechender Größe bemerkbar werden.

Auch die Bilder aus Präparaten keimender Samen entsprechen den Angaben der genannten Forscher. Die Aleuronkörner werden zu Vakuolen zurückverwandelt, wie aus den in Fig. 6 b und 6 c auf Taf. 4 dargestellten Endospermzellen leicht ersehen werden kann.

[1]) Zimmermann, Beiträge zur Morph. u. Physiol. der Pflanzenzelle. Heft II. Tafel IV. Fig. 16 und: Die Morph. u. Physiol. des pflanzlichen Zellkerns. S. 44.

kofer[1]) sehr schematisch und idealisiert gezeichneten Kerne aus der äußersten Schichte der Samenhülle von *Lathraea Squamaria,* so wird es begreiflich, wie manche Forscher die Ausbildung der Krystalle als eine Desorganisationserscheinung des Kernes ansehen konnten. Nach Radlkofer, der durch seine Untersuchungen zum Schlusse gedrängt wurde, daß die Krystalle für die Pflanze wertlose Produkte seien,[2]) wird in den Zellkernen ein Teil des Inhaltes in Krystallform abgelagert[3]) und noch Wakker[4]) nennt die Zellkernkrystalle „Anzeichen einer eigentümlichen Desorganisation des Zellkerns“. Leitgeb[5]) der die Auflösung dieser Eiweißmassen zum ersten Male experimentell nachgewiesen hat, sagt: „Bei allen diesen Pflanzen erscheinen die Krystalloide . . . . oft den Kern, der dann ungemein vergrößert ist, so vollkommen ausfüllend, daß er nur als eine die Krystallgruppen umschließende, membranartige Hülle erkennbar ist.“

Durch die heutigen Fixierungs- und Färbemittel, besonders durch die von mir fast durchwegs angewendete Doppelfärbung nach Zimmermann gelingt es jedoch meistens, auch wenn der Kern noch soviel Krystallmasse faßt, nachzuweisen, daß die gewöhnlichen Bestandteile des Kernes nicht verschwunden sind; das Kerngerüst und die Nukleolen sind bei starker Füllung allerdings ganz an die Kernwand gedrückt. Zu einer richtigen Beurteilung des Sachverhaltes ist stets eine vergleichende Betrachtung möglichst vieler Kerne notwendig, da sich die Bilder je nach der Lage des Zellkerns und der Krystalle im Kerne ändern. Kerne, in welchen die krystallisierten Massen im Verhältnis zum übrigen Kerninhalte bedeutend überwiegen, können wohl mit Recht Eiweißmagazine genannt werden.

Aus den oben zitierten Worten Leitgeb's geht hervor, daß das Volumen des Kernes bei Vergrößerung der Krystalle ungemein stark zunimmt; ich kann auf Grund meiner Untersuchungen hinzufügen, daß der Kern nach Auflösung der Krystalle seine normale Größe und sein normales Aussehen wieder gewinnt. Besonders gut läßt sich das Gesagte im Markgewebe unterhalb des Vegetationspunktes der Sprosse verfolgen. In einer bestimmten Entfernung vom Vegetationspunkte enthalten die Kerne des Markgewebes besonders in Seitensprossen verhältnismäßig große Krystalloide bald in Ein-, bald in Mehrzahl, erscheinen auch durch diese Eiweißmassen stark vergrößert. Je weiter man sich aber vom Vegetationspunkte entfernt, umso reichlicher findet man in diesem Gewebe Bilder der Auflösung und endlich gelangt man in eine Region, wo die Zellkerne nur mehr hie und da Krystalloidrestmassen erkennen lassen. Die nun folgende Tabelle möge ersichtlich machen,

---

[1]) Radlkofer, Über Krystalle proteinartiger Körper pflanzlichen und tierischen Ursprungs. Leipzig 1859. Taf. I, Fig. 2.

[2]) A. a. O. S. 147.

[3]) A. a. O. S. 41.

[4]) A. a. O. S. 473.

[5]) A. a. O. S. 115.

wieweit das Kernvolumen bei und nach Auflösung der Krystalle reduziert wird.

	Kerngröße	Krystalloid-			Anmerkung
		Zahl	Gestalt [1]	Größe	
Region der krystallreichen Kerne des Markes unter dem Vegetationspunkt.	18 : 12 μ	1	Rhombus	14, 10 μ	Diagonalen
	16 : 11 μ	1		12, 10 μ	
	16 : 10 μ	1	Quadrat	6 μ	Seite
	14 : 12 μ	1	Rhomboid	9, 6 μ	Basis u. Höhe.
	Durchschnitt **16 : 11** μ				
Tiefere Region: Kerne mit sich lösenden Krystallen.	12 : 8 μ	1	Rhomboide	6, 4 μ	Basis u. Höhe.
	12 : 6 μ	1		4, 2 μ	
	8 : 8 μ	1		8, 2 μ	
	12 : 6 μ	1		4, 2 μ	
	Durchschnitt **11 : 7** μ				
Region der krystallfreien Kerne.	10 : 8 μ	2	—	1—2 μ	
	10 : 6 μ	0			
	6 : 4 μ	1	—	1—2 μ	
	5 : 4 μ	0			
	Durchschnitt 8 : 5½ μ				

Ähnliche Stadien lassen sich auch im Markgewebe der Blütenstiele beobachten. Auch hier findet man in einem bestimmten Entwicklungszustande der Knospe, wovon im nächsten Abschnitte noch näher die Rede sein wird, in der Region der Kelchinsertion große Kernkrystalle, in tieferen Partieen Auflösungserscheinungen und krystallfreie Kerne. Auf Tafel 3 sind in Figur 3a, b und c Kerne mit großen Krystallen, in Figur 5a und b Kerne mit in Auflösung begriffenen Krystallen, in Figur 6a und b krystallfreie Kerne aus den genannten Regionen des Blütenstielmarkes dargestellt [2]. Auch der Vergleich dieser Bilder möge das oben Mitgeteilte bestätigen.

Aus dem eben Angeführten ergibt sich aber noch etwas. In einem kleinen Raume, einige Millimeter Sproßlänge unterhalb des Vegetationspunktes lassen sich im Markgewebe Krystallbildung, Krystallfülle und -auflösung beobachten und das nicht nur in einem bestimmten Entwicklungsstadium der Pflanze, sondern während des ganzen Wachstums bis zur Erreichung der endgültigen Größe, nicht nur in der Hauptachse, sondern in allen Seitenachsen. Es entspricht demnach die Region der Auflösungsbilder von heute der Region der krystallfreien Kerne der folgenden Tage und der Region mit krystallgefüllten Kernen in der vergangenen Entwicklungszeit. Bedenkt man das Gesagte, so ergibt sich, daß die Fülle an Krystallen in nächster Nähe der Stätte eifrigsten Bauens nicht eine lange Dauer hat, daß Krystallbildung und Krystallauflösung hier

[1]) Hier wird die Gestalt der größten sichtbaren Schnittebene durch den Krystall angegeben. Zu einer haltbaren stereometrischen Vorstellung dieser Gebilde zu gelangen, war mir nicht möglich.

[2]) Zum besseren Verständnisse der Bilder vergleiche man die Tafelerklärung.

rasch aufeinander folgende Prozesse sind. Diese Tatsache werden wir im nächsten Abschnitte noch mehrfach bestätigt finden [1]).

Was die Art und Weise der Auflösung betrifft, so geht aus meinen Bildern hervor, daß Stock mit Recht von einem Abschmelzen [2]) der Massen spricht. Die fixierten Stadien der Auflösung zeigen, daß bei diesem von der Peripherie gegen das Innere des Krystalls fortschreitenden Prozesse das eine Mal die Krystallgestalt beibehalten wird (vergleiche Figur 5 b, Tafel 3), das andere Mal jedoch die Krystallmasse eine mehr rundliche oder ellipsoidische Gestalt erhält (vergleiche Figur 5 a, Tafel 3). An eine schlechte Fixierung kann ich in diesen Fällen nicht denken, da es mir ziemlich unwahrscheinlich scheint, daß gerade die eine oder die andere Zelle schlecht fixiert sein sollte, wenn im gleichen Präparate, im gleichen Gewebe ringsumher Kerne mit gut erhaltenen Krystalloiden zu finden sind. Im allgemeinen kann ich jedoch feststellen, daß Auflösungsstadien schwerer zu fixieren sind als unangegriffene Krystalle, und ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich behaupte, daß die Angaben der Forscher über schlecht fixierte Krystalloidmassen, über mit Säurefuchsin lebhaft gefärbte Inhaltskörper des Kernes, die geflossen und formlos erscheinen, sich in manchen Fällen auf Gewebe beziehen, in welchen sich die Krystalle zumeist in natürlicher Auflösung befanden.

Neben diesem Abschmelzen von der Peripherie gegen das Innere ist aber besonders bei größeren Krystallen auch hin und wieder ein Auflösungsprozeß zu beobachten, wie ihn Leitgeb [3]) für die Kernkrystalle in *Pinguicula*-Blättern angibt: ein Zerfallen des Krystalls in Bruchstücke [4]). In diesem Falle erscheint die Krystallvakuole des Kernes bei vorgeschrittener Auflösung mit einer größeren Zahl von körnchenförmigen Krystallresten gefüllt, wie das in den Figuren 12 a und b (leider nur schwach bemerkbar) dargestellt ist.

Zum Schlusse dieses allgemeinen Abschnittes noch einige Bemerkungen über das Verhalten der Krystalloide bei der Kernteilung. Trotz reichlichen Materials gelang es Zimmermann nur in einem Falle, und zwar in der Fruchtknotenwandung von *Melampyrum arvense*, das Schicksal der Krystalle während des Kernteilungsprozesses zu beobachten; vier seiner Zeichnungen stellen uns dasselbe dar [5]). Es folgt aus diesen Beobachtungen, „daß die Krystalloide

---

[1]) Die Raschheit der Krystallauflösung hat schon Stock in den Knospendecken verschiedener Oleaceen beobachtet. Er sagt, „daß die Auflösung und das Fortführen der Proteinkrystalle relativ sehr rasch und in der Art eines Abschmelzens stattfindet, da die durch Monate hindurch relativ großen Zellkernkrystalle plötzlich kleiner werden und man alle Übergänge bis zu krystallfreien Zellkernen beobachten kann."

[2]) a. a. O. S. 17.

[3]) a. a. O. S. 121.

[4]) Hiebei ist zu bedenken, daß diese Bruchstücke auch scheinbar nur Teile eines Krystalls sein könnten, in Wirklichkeit jedoch ganze Krystalle, die vor Beginn der Auflösung so eng aneinander schlossen, daß sie in ihrer Gesamtheit ein einziges großes Krystalloid vortäuschten.

[5]) Zimmermann, Beiträge zur Morph. und Physiolog. der Pflanzenzelle. Heft II. Taf. IV. Fig. 1—4, ein Bild auch in „Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkerns". S. 70.

während der Karyokinese ins Cytoplasma gelangen, daß sie hier aber sehr bald wieder verschwinden, während in den beiden Tochterkernen von neuem Krystalloide gebildet werden".[1]) Bei der großen Zahl von Schnitten durch Gewebe, die Zellteilungen aufwiesen, und in welchen Kernkrystalloide nachweisbar waren, hoffte ich zuversichtlich auf Bilder zu stoßen, wie sie uns Zimmermann wiedergibt; mein Suchen aber war stets ohne Erfolg. Wo immer in Geweben, welche Kernkrystalle führen, Teilungsstadien zu beobachten waren, fehlte in den in Teilung begriffenen Kernen, aber auch im Plasma der betreffenden Zellen jede Spur einer Krystallmasse. Oft war im Schnitte die Zelle mit dem sich teilenden Kerne rings von Zellen umgeben, die krystallführende Kerne hatten; es ergibt sich daraus mit ziemlicher Gewißheit, daß auch dieser jetzt in Teilung befindliche Kern vor dem Eintritt des Teilungsprozesses mit Krystallen gefüllt war. Figur 4 auf Tafel 3 stellt zwei dicht nebeneinander liegende Kerne dar, wovon der linke sich in Teilung befindet und keine Krystallspur weder innerhalb der Teilungsfigur noch außerhalb derselben zeigt, wovon der rechte in Ruhe befindliche ein verhältnismäßig großes Krystalloid erkennen läßt.[2]) Da ich auch Anfangsphasen der Karyokinese in krystallreichen Geweben stets ohne jede Spur von Krystalloiden beobachtete, so schließe ich, daß die Krystalloide schon vor Beginn des Teilungsprozesses aus dem Kerne herausgelöst werden. Das Austreten derselben ins Zytoplasma während der Karyokinese scheint mir ein seltenerer Fall zu sein, wofür der Umstand spricht, daß es Zimmermann nur in einem Falle und mir niemals gelungen ist, trotz reichen Materials derartige Stadien zu fixieren.[3]) Die Tatsache, daß der Zellkern nach vollendeter Teilung gleich wieder die Fähigkeit hat, Krystalloide aufzustapeln, kann ich bestätigen; ich beobachtete häufig, wie zwei sichtlich aus einem Kerne durch Teilung eben hervorgegangene Kerne ansehnliche Krystalloide enthalten können. Nur glaube ich, daß die Füllung der Kerne erst dann geschieht, wenn die Zelltrennungswand schon gebildet ist. Zimmermann läßt diese Frage offen, meine Beobachtungen führen mich zur eben mitgeteilten Ansicht. Jedenfalls ist das Verschwinden der Krystallmassen aus dem Kerne vor Beginn der Teilung oder nach Zimmermann während der Karyokinese und das Auftreten dieser Gebilde gleich nach vollendeter Teilung ein weiterer Beweis für die Raschheit der Krystallauflösung und Krystallbildung.

An eine direkte Beziehung unserer Eiweißmassen zur Karyokinese, an eine direkte Verwertung derselben bei diesem Prozesse kann niemals gedacht werden, da dieselben keine konstanten Kerneinschlüsse sind wie etwa die Nukleolen und gerade dort stets fehlen, wo lebhafteste Kernteilung zu finden ist, in den durchwegs

---

[1]) Zimmermann, Beiträge usw. Heft II. S. 142.

[2]) Die im Plasma der Zelle auf dem Bilde erscheinenden dunklen Punkte sind Luftbläschen.

[3]) Auch Heinricher konnte, wie ich von ihm persönlich erfahren, in den Geweben von *Lathraea* derartige Bilder niemals finden.

meristematischen Geweben; ebenso zeigen die Kerne des Keimsackes, die Pollenmutterzellen und die Endospermkerne vor der Samenreife keine Spur dieser Massen.

Aus diesem Teile der Untersuchung ergeben sich folgende Sätze:

1. Die Eiweißkrystalle liegen einzeln oder zu Gruppen in einer Höhlung des Kernes oder in mehreren Hohlräumen, die stets durch ein Häutchen gegen den übrigen Kernraum abgegrenzt sind. Innerhalb dieser Vakuolen des Kernes lassen sich alle Stadien der Krystallauflösung bis zum vollständigen Verschwinden der Krystalle verfolgen. Der Prozeß der Lösung erfolgt entweder in Form eines Abschmelzens von der Pheripherie gegen die Mitte (Stock) oder es geht der Auflösung ein Zerfallen des Krystalls in Bruchstücke voraus (Leitgeb). Der zweite Fall ist selten und tritt nur bei größeren Krystallen ein.[1])

2. Vor dem Erscheinen der Krystalle sind Vakuolen im Kerne nicht nachweisbar. Es scheint somit, daß die in einem gesonderten Raume des Kernes sich sammelnden Baustoffe für die Krystalloide sofort zu festem krystallisiertem Eiweiß werden, daß Zufluß und Krystallbildung Hand in Hand gehende Prozesse sind. Mit der Vakuole wächst auch die Krystallmasse.

3. Die durch reichen Krystallgehalt stark vergrößerten Zellkerne, in welchen Kerngerüst und Nukleolus häufig ganz an die Kernwand gedrückt erscheinen, und die sich hiedurch als wahre Eiweißmagazine präsentieren, erhalten nach der vollständigen Auflösung der Krystalle ihre normale Größe und ihr gewöhnliches Aussehen wieder.

4. Krystallbildung und Krystallauflösung sind insbesondere in der Nähe von Regionen lebhafter Zellneubildung rasch aufeinander folgende Prozesse; die Krystallfülle solcher Kerne ist von kurzer Dauer.

5. Schickt sich ein krystallführender Kern zur Teilung an, so werden die Krystalle aufgelöst, das von Zimmermann beschriebene Austreten der Krystalle ins Zytoplasma während der Karyokinese scheint ein seltenerer Fall zu sein.

Die Zellkernkrystalle in den einzelnen Entwicklungsstadien der normal ernährten Pflanze.[2])

In den nun folgenden Zeilen habe ich es unterlassen, bei der Mitteilung über die Verbreitung der Kernkrystalle in diesem oder jenem Gewebe anzugeben, welcher Forscher die Gebilde im betreffenden Gewebe zum erstenmale nachgewiesen hat. Es erschien

---

[1]) Vergl. die Fußnote auf S. 5.

[2]) Über den Inhalt des Folgenden berichtete ich kurz in meinem am 25. September 1905 in der 2. Sitzung der botanischen Abt. der 77. Vers. deutscher Naturf. und Ärzte zu Meran gehaltenen Vortrage: Die Krystalloide des Zellkerns im Haushalte der einjährigen Pflanze.

mir dies überflüssig, da sich, wie schon einmal gesagt, in den eingangs zitierten Arbeiten gute Zusammenstellungen der diesen Gegenstand behandelnden Literatur vorfinden. Übrigens ist ja durch Heinricher's Arbeit über die Verbreitung der Krystalle bei *Lathraea*, die durch eine spätere Arbeit über die *Lathraea* sehr nahe stehende *Tozzia*[1]) einige Ergänzung erfährt, hinlänglich nachgewiesen, daß bei Pflanzen, die überhaupt Krystalle in ihren Geweben ablagern, nur sehr wenig Gewebe diese Inhaltskörper ganz vermissen lassen. Nochmals will ich hervorheben, daß in Geweben von durchwegs meristematischem Charakter, in den Pollenmutterzellen, in der Tapete, in den Kernen des Embryosackes und in den Endospermkernen vor der Samenreife Eiweißkrystalle nicht nachweisbar sind.

A. Die Keimpflanze.

Schon in der Zeit, da die Keimblätter und das Sproßknöspchen noch von der Testa umschlossen sind, lassen sich in zwei Geweben mit Sicherheit Krystalle der Zellkerne nachweisen: in der beiderseitigen Epidermis der Kotyledonen und in der äußersten Zellschichte der Hypokotylrinde. Die Krystalle jener, der Form nach meist Prismen oder Tafeln, können eine Größe von 6 : 3 μ erreichen, bleiben jedoch meist unter dieser Größe, die Krystalle dieser, der Form nach den Epidermiskrystallen ähnlich, sind im allgemeinen von größeren Dimensionen. Meist sehen wir in jedem Kerne nur ein Krystalloid, doch sind besonders im Hypokotyl Krystallgruppen nicht selten. Die Figuren 1 a, b und c auf Taf. 3 stellen uns für die Kotyledonen, die Figuren 2 a und b für den Hypokotyl diese ersten, gut nachweisbaren Eiweißkrystalle während der Keimung dar. In Bezug auf die Verbreitung kann festgestellt werden, daß diese Körper fast in allen Kernen der angegebenen Gewebe anzutreffen sind, im Hypokotyl ist jedoch gegen die Wurzel hin ein Abnehmen der Krystalle bemerkbar, viele Kerne sind krystallfrei, in der Wurzel selbst fehlt noch jede Spur. Die übrigen Gewebe der Keimblätter und des Hypokotyls lassen wohl hin und wieder das Vorhandensein von Eiweißkrystallen vermuten, ein einwandfreier Nachweis derselben war mir jedoch nicht möglich.

Mit der Entfaltung des ersten Laubblattpaares ändert sich die Sachlage mehrfach. Die Kotyledonen, anfänglich nur in der Epidermis Eiweißkrystalle aufweisend, lassen diese Gebilde nunmehr in vielen assimilierenden Zellen und besonders in der Umgebung der Leitbahnen erkennen, im Bereiche des Hypokotyls treten sie da und dort auch im übrigen Rindengewebe und besonders zahlreich in der Nähe des Siebteiles auf; die Wurzel zeigt in den älteren Regionen in manchem Kerne der Rinde Eiweißkrystalle. Die entfalteten Laubblätter erinnern in ihrem Verhalten an die Kotyledonen im früheren Stadium und selbst im ersten Sproßinternodium sind in einigen Epidermiskernen und in wenigen Kernen darunter liegender

[1]) Die grünen Halbschmarotzer. III. (Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXVI. 1901. Heft 4. S. 715—717 und S. 726—727.)

Zellschichten bald kleinste, bald etwas größere Krystalloide nachweisbar. Die folgenden Stadien zeigen wesentlich dasselbe: in den angegebenen Geweben treten gleich, nachdem der meristematische Charakter überwunden ist, die Kernkrystalle auf.

Eine schematische Übersicht der Krystallverteilung in den ersten Entwicklungsstadien der Pflanze mögen die Figuren 1 und 2 auf Taf. 1 wiedergeben.

B. Die Pflanze in der rein vegetativen Periode.

Von besonderem Interesse ist das Auftreten der Kernkrystalle in unmittelbarer Nähe des Vegetationspunktes.[1]) Schon zu einem Zeitpunkte, da die Pflanze vier Blattpaare entfaltet hat, werden hier Krystallspuren bemerkbar; je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so krystallreicher werden die Kerne dieser Region. Eine Pflanze, die soweit vorgeschritten, daß schon bei makroskopischer Präparation die Blütenknospen in den Achseln der eng zusammenschließenden Brakteen bemerkbar werden, zeigt in einer Entfernung von beiläufig 0.4 mm von der Vegetationsspitze, der Region des allmählichen Überganges von Grundmeristem zu Markgewebe, in fast allen Kernen des Markes Kryställchen von 2, 3 und 4 μ Länge bei einer Kerngröße von durchschnittlich 5 μ. Schon oberhalb der bezeichneten Region werden hin und wieder Kryställchen bemerkbar und unterhalb derselben beginnen bald Auflösungserscheinungen. Bei weiterem Verfolgen des Markgewebes gegen die Sproßbasis hin gerät man in Regionen, wo kein Zellkern mehr Krystalloide aufweist. Man kann im allgemeinen sagen, daß die Region der Krystallfülle nicht viel mehr als durchschnittlich 2—3 Internodien entspricht. Schon im ersten Abschnitte dieser Arbeit wurde darauf hingewiesen, daß dieselben Verhältnisse in jedem Stadium des Sprossens wiedergefunden werden, daß also die Krystalloide hier nicht von langer Dauer, sondern nur **transitorische** Gebilde sind.

Über die Ursache ihrer Entstehung habe ich folgende Vorstellung:

Je weiter sich das Wurzelsystem verzweigt und ausbreitet, je mehr Nährwurzeln von den Saugfortsätzen der Haustorien angebohrt werden, je mehr Laubblätter mit der assimilierenden Tätigkeit beginnen, um so reichlicher strömen die Baustoffe zu den Stätten der Zell- und Organneubildung, reichlicher, als daß Zufuhr und Verarbeitung gleichen Schritt halten könnten. Es muß also zu einer vorübergehenden Speicherung kommen, damit ein osmotisches Gleichgewicht verhindert werde. Für die Kohlehydrate ist eine derartige transitorische Speicherung in Form kleinster Stärkekörnchen schon lange bekannt, in der Krystallbildung und -auflösung unterhalb der Vegetationspunkte sehe ich die Möglichkeit, daß die Baustoffe für neue Zellen und Organe auch in dieser Form vorübergehend

---

[1]) Die große Bedeutung dieses Vorkommens wird schon von Heinricher, wie eingangs mitgeteilt, erkannt.

deponiert werden können. Die ferneren Untersuchungsresultate werden zeigen, wie weit diese Annahme berechtigt ist.

Die Krystalloide im Marke unter dem Vegetationspunkte nehmen mit dem Alter der Pflanze, mit der Vermehrung der Nahrungsaufnahme- und Assimilationsorgane an Größe zu. Eine stattliche Größe erreichen sie unterhalb der Vegetationspunkte in den Seitensprossen; für diese gelten häufig die auf Seite 8 gegebenen Dimensionen.

Während sich im Marke in der mitgeteilten Entfernung vom Vegetationspunkte anfänglich kleinere, später größere Krystalle in jedem Kerne vorfinden, vermißt man diese Gebilde in den übrigen Geweben dieser Region fast vollständig. Das Hautgewebe hat hier nahezu vollständig noch protodermalen, das Leitgewebe prokambialen Charakter. Auch die Seitengebilde, Blatthöcker und Blütenknospen sind hier durchwegs embryonal und zeigen, ausgenommen kleinste Spuren in den Epidermen der untersten Blätter, nichts, was die Anwesenheit von Krystallen verriete.

Anders verhält es sich unterhalb der eben besprochenen Region. In der **Epidermis** treten gleich nach Überwindung des protodermalen Zustandes in den Kernen Krystalle auf. Nicht jede Epidermiszelle zeigt sie, streckenweise kann man im Schnitte Kern für Kern Krystalloide nachweisen, streckenweise lassen sich durchwegs krystallfreie Kerne beobachten. Das gilt für alle Internodien des Sprosses, aber auch für die ausgebildeten Laubblätter und für die äußerste Zellschichte der Hypokotyl- und Wurzelrinde. Auflösungsbilder sind in dieser Periode des Pflanzenlebens hier äußerst selten; die Krystalle machen den Eindruck, als ob sie überhaupt nicht gelöst würden, vielmehr ist leicht nachzuweisen, daß sie in vielen Fällen mit fortschreitender Entwicklung der Pflanze an Masse zunehmen. Deswegen finden wir auch bei den meisten Autoren fast durchwegs zumeist epidermale und periphere Zellschichten als Verbreitungsbezirke der Krystalloide angegeben.

Einen ganz anderen Eindruck gewinnt man bei Betrachtung der Leitbahnen und ihrer Umgebung. Bei beginnender Differenzierung werden in den **Prokambiumsträngen** Krystalloide erkennbar; diese sind anfänglich in keiner bestimmten Region lokalisiert, an Gefäße anstoßende Parenchymzellen enthalten sie ebensowohl wie Zellen des Siebteiles, und besonders reich finden wir die an die Siebelemente grenzenden Zellen der Sproß- und Wurzelrinde. Das Sproßmark zeigt in der Höhe der beginnenden Gewebedifferenzierung in den Prokambiumbündeln nur mehr Krystallreste, tiefer durchwegs krystallfreie Kerne.

Die **ausgebildeten Gefäßbündel** weisen folgendes Verhalten auf: Der Holzteil enthält niemals Krystalle, dafür sind sie in allen Entwicklungsstadien dieser Lebensperiode in den parenchymatischen Zellen des Siebteiles und in angrenzenden Zellpartieen der peripheren Gewebe nachweisbar. Dies gilt für den Sproß und für die Blätter im gleichen Maße wie für Hypokotyl und Wurzel. Daß die Gewebe in der Nähe der Leitbahnen Krystalloide enthalten, ist aus

den Mitteilungen früherer Forscher genugsam bekannt; durch meine Untersuchung wird festgestellt, daß auch Zellen des Siebteiles, ja sogar direkt an Siebröhren angrenzende Zellen in ihren Kernen Krystalle aufstapeln können. Wo immer der Schnitt geführt sein mag, durch Sproß, Wurzel oder Blatt, stets ist das Bild, das uns die genannten Gewebe aufweisen, in Bezug auf die Eiweißkrystalle dasselbe: ein Bild des Unsteten, der Veränderung. Neben Kernen mit gut ausgebildeten Krystallen finden sich Auflösungsbilder und Kerne mit gelösten Krystallen in Menge. Die Krystalle sind meistens klein, Krystalle von 6 μ Länge und 4 μ Breite nur eine Seltenheit. Häufig beobachtete ich nur in einem von den gleichzeitig im Gesichtsfelde befindlichen Kernen Krystalle, hin und wieder in keinem, dann wieder Kerne mit sich lösenden Krystallen neben solchen, die nur mehr die leere Krystallvakuole aufwiesen. Alle Internodien zeigen mehr minder dasselbe, in allen Entwicklungsstadien ist das gleiche Verhalten sowohl im Sprosse als auch in der Wurzel und in den Blättern nachweisbar. Es geht wohl hieraus zweifellos hervor, daß auch hier die Krystalloide nur transitorische Inhaltskörper der Zellkerne sind, und meine oben mitgeteilte Vorstellung über ihre Bedeutung gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, daß sie sich in der Nähe von Gewebselementen vorfinden, in denen der Hauptstrom der organischen Pflanzenbaustoffe zieht.

Von Bedeutung für meine Auffassung ist ferner die Tatsache, daß sich in der Nähe des Siebteiles und im Siebteile besonders dort größere Krystalloide ansammeln, wo in nächster Nähe ein neues Organ angelegt oder weiter gebaut wird. So finden wir sie in der Wurzel stets um die Seitenwurzelanlagen am häufigsten, im Sprosse in der Gegend, wo die Leitbündel des Blattes in den Sproß eintreten und besonders dann, wenn in der Achsel des Blattes ein Seitensproß sich entwickelt und weiter aufgebaut wird. Auch diese größeren Krystallansammlungen erzeugen den Eindruck des Unsteten und machen durchwegs Auflösungserscheinungen Platz, wenn das betreffende Seitenorgan in seiner Entwicklung weiter vorgeschritten ist.

Es wurden von vielen Forschern auch im Assimilationsgewebe der **Blätter** sehr häufig und bei vielen Pflanzen Kernkrystalle nachgewiesen. Ich konnte in diesem Gewebe bei *Alectorolophus* niemals Eiweißkrystalle feststellen; eine Ausnahme machen hin und wieder assimilierende Zellen in nächster Nähe der Gefäßbündel. Im Bereiche des Blattes sind demnach bei unserer Pflanze Epidermis, Siebteil und Nervenparenchym die Verbreitungsbezirke der Krystalle. Dazu wäre zu bemerken, daß auch Stiel- und Köpfchenzellen der Köpfchendrüsen, Schilddrüsen und die einzelligen Borstenhaare, solange die Zelle noch lebt, und die Membran ihre endgültige Stärke noch nicht erreicht hat, hin und wieder Kernkrystalle nachweisen lassen.

Schon früher wurde mitgeteilt, daß nach der Keimung bei Beginn der Laubblattentfaltung in fast allen Geweben der **Keimblätter** Kernkrystalle zu beobachten sind. Es gelang mir nachzuweisen, daß diese Kernkrystalle im weiteren Verlaufe der Entwicklung, allerdings

nicht immer und vollständig, noch vor dem Absterben der Keimblätter aufgelöst werden. Es ist leicht begreiflich, daß die Pflanze, der sich im Verlaufe der Entwicklung immer neue Bezugsquellen und Stoffverarbeitungsstätten eröffnen, die hier aufgestapelten Stoffe nicht benötigt; immerhin ist die Tatsache, daß doch hin und wieder Auflösung erfolgt, bemerkenswert. Die Ansammlung von Eiweißkrystallen im Assimilationsgewebe der Kotyledonen bei Beginn der Laubblattentfaltung mag wahrscheinlich darin ihren Grund haben, daß die Assimilationsprodukte (im weiteren Sinne des Wortes) der Keimblätter für die Pflanze, die durch die Tätigkeit der weit kräftigeren Laubblätter genug Baustoffe erhält, keine Bedeutung mehr haben und infolgedessen am Orte der Entstehung teilweise in Form von Eiweißkrystallen der Zellkerne zu finden sind, um in den meisten Fällen nicht weiter in den Stoffwechsel einbezogen zu werden.

Der Vollständigkeit halber sollen auch die **Haustorien,** die schon einmal rücksichtlich ihrer Inhaltskörper Gegenstand meiner Untersuchung [1]) waren, erwähnt werden. Auch in der Umgebung der Anlage dieser Organe ist bald besser bald weniger deutlich eine Ansammlung transitorischer Kernkrystalle in der Wurzel zu beobachten. Im Bereiche des ausgebildeten Haustoriums sind sie am längsten in den peripheren Rindenschichten, dann und wann im hyalinen Gewebe nachweisbar.

Die Figuren 3 und 4 auf Tafel 1 mögen in schematischer Übersicht die Verteilung der Kernkrystalle während dieses Lebensabschnittes der Pflanze zeigen.

C. Die Pflanze vor dem Aufblühen.

Ein Schema der Pflanze in diesem Entwicklungsstadium gibt Figur 5 auf Tafel 2. Die untersten drei Knospenpaare liegen offen zutage und stehen nahezu auf gleicher Entwicklungshöhe, die übrigen Knospen werden noch von den Brakteen verdeckt. Die Pflanze ist proterandrisch: schon in den obersten Knöspchen sind in den Pollenmutterzellen die Teilungen erfolgt und in den zwei unteren der sichtbaren Knospenpaare ist der Pollen vollständig entwickelt, bereit beim Aufblühen sofort die Anthere zu verlassen; der Embryosack hingegen zeigt selbst in diesen Knospen noch nicht den vollendeten Eiapparat.

Die **vegetativen Teile** der Pflanze, Sproß, Laubblätter und Wurzeln weisen im Großen und Ganzen ähnliche Verhältnisse der Krystallverteilung auf wie bisher. Einiges muß aber hervorgehoben werden: Die transitorische Krystallbildung im Siebteile und in den angrenzenden Schichten der Rinde nimmt im Bereiche des Hauptsprosses sichtlich ab. Bei der Verfolgung dieser Gewebe in den Längsschnitten durch verschiedene Internodien stößt man nur dann und wann auf Zellkerne, in welchen unangegriffene Krystalle oder Stadien des Wachstums oder der Auflösung dieser Gebilde zu beobachten sind; meistens sind die Kerne ohne jede Spur eines

---

[1]) Sperlich, a. a. O. S. 35 des Separatums.

Krystalles. Auch in der Epidermis, deren Zellkernkrystalle in den bisherigen Untersuchungsstadien fast regelmäßig nachzuweisen waren, so daß beinahe der Schluß berechtigt erschien: eine Auflösung dieser Massen findet hier überhaupt nicht statt, läßt streckenweise klare Bilder der Auflösung, ja sogar leere Krystallvakuolen erkennen. Dasselbe gilt für die Laubblätter des Hauptsprosses. Auch hier Abnahme der transitorischen Krystalle des Siebteiles und Nervenparenchyms, Auflösung vieler Kernkrystalle der beiderseitigen Epidermen.

Dort, wo sich Seitensprosse entwickelt haben, zeigt sich auch hier wieder in den bekannten Regionen des Hauptsprosses eine größere Ansammlung von Krystallen, deren kurzer Bestand von zahlreichen Stadien der Auflösung verraten wird, die neben ausgebildeten Krystallen stets zu beobachten sind. Im Seitensprosse selbst wiederholt sich all das, was im früheren Abschnitte über den sich entwickelnden Hauptsproß gesagt wurde; besonders reich ist auch hier die Krystallbildung im Marke unterhalb des Vegetationspunktes. Die schematische Darstellung eines Längsschnittes durch diese Region der Pflanze mit Angabe der Krystallverteilung ist Figur 6 auf Tafel 1.

Die **Wurzeln** lassen eine Abnahme der Kernkrystalle weder in der äußersten Rindenschichte noch in der Umgebung des Zentralstranges und im Siebteile erkennen. Es decken sich die Präparate dieses Entwicklungsstadiums fast vollkommen mit denen der früheren; die Dimensionen der einzelnen Krystalle sind nunmehr allerdings größere. Während früher 6 : 4 μ eine seltene Größe einer Krystalltafel war, erreichen jezt sehr viele diese Dimensionen, ja manche wachsen sogar bis zu 9 μ Länge heran. Dies kann uns nicht wundernehmen, denn die Menge der verarbeiteten Stoffe strömt jetzt, den voll entwickelten Laubblättern, dem stärkeren Wurzelsysteme entsprechend, viel reichlicher durch den Pflanzenkörper als vorhin. Dem vegetativen Teile des Hauptsprosses gegenüber ist demnach ein entschiedenes Überwiegen der Krystallmasse im Wurzelsysteme festzustellen; besonders gilt dies für die Menge transitorischer Krystalle des Siebteils und seiner Umgebung.

Eine übersichtliche Darstellung der Krystallverteilung in den besprochenen Organen dieses Stadiums gibt Fig. 5 auf Taf. 1.

Ein besonderes Interesse nehmen jetzt und in den folgenden Stadien der blütentragende Teil des Hauptsprosses und die Seitenorgane dieses Abschnittes in Anspruch. In der **Vegetationsspitze** hat die Bautätigkeit nachgelassen. Wenn auch infolge der Ausgestaltung der Prokambiumstränge zu Gefäßbündeln, wenn auch im Protoderm und Grundmeristeme noch Zellteilungen vorkommen, so hat doch die Anlage von Blatthöckern und Blütenknospen aufgehört; umso lebhafter wird aber in den Blütenanlagen selbst gearbeitet. Die meisten Knospen zeigen, wie schon eingangs mitgeteilt, einen bedeutenden Vorsprung in der Entwicklung des Androeceums. Die zuletzt entwickelten Blütenanlagen, gewöhnlich 2—3 Knospenpaare unter der Spitze lassen schon jetzt erkennen, daß eine weitere Ausbildung derselben unterbleiben wird. Teilweise wird hier schon ein

ungewöhnliches Aussehen in den Geweben erkennbar, die Zellkerne sind viel kleiner als in den lebenskräftigen embryonalen Zellen, das Protoplasma weniger dicht, Zellteilungen fast gar nicht mehr zu beobachten. Damit steht es in vollem Einklange, wenn in dieser Region des Hauptsproßmarkes, die in früheren Stadien durch eine besondere Fülle von Krystallen ausgezeichnet war, jetzt nur spärliche Reste und meist Auflösungsbilder zu finden sind. Verfolgt man aber das Sproßmark weiter nach abwärts in Internodien, wo lebenskräftige Knospen in den Achseln der Brakteen an der Ausgestaltung der Sporophylle arbeiten, so findet man in diesen Kernen umso reicher Krystalle, je weniger weit die Blüten der betreffenden Region in der Entwicklung vorgeschritten sind. Mag das Gewebe aber noch so krystallreich sein, man gewinnt doch stets den Eindruck des Unsteten, denn neben Kernen mit großen, gut ausgebildeten Krystallen sind stets und überall Kerne mit angegriffenen Krystallen und leere Kernvakuolen zu beobachten. Dasselbe gilt auch für die Kerne des Siebteiles und der angrenzenden Rinde in dieser Sproßregion, während die Epidermis fast in jedem Kerne unangegriffene Krystalle erkennen läßt. Fig. 9 auf Taf. 1 stellt schematisch einen Längsschnitt durch die Sproßspitze bis zum achten oder neunten Internodium (von der Spitze ab gezählt) mit Angabe der Krystallverteilung dar, Fig. 8 den schematischen Längsschnitt durch das zweitnächst untere Knospenpaar. Wir sehen aus diesen Bildern nicht nur das eben Mitgeteilte, sondern auch die beginnende Krystallbildung im Blütenstiele, in den Brakteen und in den Blütenblättern.

Im Blütenstiele finden wir Verhältnisse, die wir von den Seitensprossen her kennen: In jüngeren Stielen wieder im Markgewebe knapp unter der Region der stärksten Zell- und Organneubildung die bekannte Ansammlung transitorischer Krystalle, in etwas älteren das Auftreten dieser Gebilde auch in den Leitbahnen, besonders im Siebteile, in den angrenzenden Rindenzellen und vor allem anderen in der Epidermis. Die Brakteen zeigen eine Wiederholung des für die Laubblätter Mitgeteilten und auch im Bereiche der Blütenblätter sind es vor allem die Epidermen der Kelch- und Kronblätter, welche nach Überwindung des embryonalen Zustandes Kernkrystalle, zunächst in kleinsten Dimensionen aufweisen. Obwohl, wie schon angegeben, selbst in den jüngsten lebenskräftigen Knospen die Entwicklung des Androeceums soweit vorgeschritten ist, daß die Tetradenteilung schon stattgefunden, sind bis auf kaum nennenswerte Spuren in den äußersten Zellschichten der Filamente in den Staubblättern Krystalle nicht nachweisbar, ebensowenig wie im Bereiche der Carpelle.

Viel krystallreicher sind die am weitesten vorgeschrittenen, untersten zwei Knospenpaare, in welchen der Pollen schon vollständig ausgebildet ist. Aus dem Blütenstiele einer der untersten Knospen stammen die Kerne, die in den Fig. 3 a, b und c, 4, 5 a, b und 6 a, b auf Taf. 3 photographisch wiedergegeben sind. Schon im ersten Abschnittte der Arbeit wurde auf diese Bilder hingewiesen, als über die Raschheit, über die Art und Weise der

Krystallauflösung gesprochen wurde. Neben diesen, im Marke befindlichen, in der Region der Kelchinsertion zu bedeutender Größe anwachsenden Krystallmassen kommen auch in den Siebteilen der Gefäßbündel, in angrenzenden Zellschichten der Rinde und in der Epidermis Kernkrystalle von mitunter größeren Dimensionen vor. Kelch und Krone weisen sie hier nicht nur in der Epidermis, sondern in ziemlich allen Geweben, allerdings nicht gleichmäßig verteilt, auf. Bald finden wir Kerne mit Einzelkrystallen, bald mit Krystallgruppen, bald vollkommen leere Kerne. Auch in den Carpellen beginnt die Krystallbildung: es fallen uns besonders in den Basalpartien und in peripheren Schichten der Fruchtblätter mit ziemlicher Regelmäßigkeit in den Kernen kleinere und kleinste Krystalle auf; auch im Griffel treffen wir Spuren.

Eine außerordentlich reichliche Eiweißspeicherung finden wir bei diesen Knospen im Androeceum. Das Filament zeigt zwar nicht viel mehr Krystalle als in jüngeren Stadien der Entwicklung, was aber zu obigem Ausspruche führt, ist die Betrachtung des Konnektivs. Ich verweise auf die Fig. 9 a auf Taf. 3, welche einen Teil des Konnektivgewebes darstellt, in welchem Kern für Kern reichlich mit größeren Krystallen gefüllt ist. Ich teilte schon mit, daß in den vorhergehenden Entwicklungsstufen, von schwachen Spuren im Filamente abgesehen, Krystalle nicht nachzuweisen sind. Es sind somit diese Massen erst entstanden, nachdem der Pollen sich gebildet hatte, denn die Thecae sind, wie schon gesagt, nunmehr mit fertigem Pollen gefüllt.

Auch dieser Krystallreichtum ist nicht von langer Dauer. Schon auf der jetzt besprochenen Entwicklungsstufe beobachtet man Auflösungserscheinungen, Kerne mit Krystallresten und leere Krystallvakuolen. Ein Bild, das uns letzteren Zustand im Konnektive zeigt, ist Fig. 9 b derselben Tafel. In Stufen weiterer Entwicklung der Blüte werden Kernkrystalle in diesem Gewebe nicht mehr angetroffen. Es sind demnach auch diese Krystalle nur eine vorübergehende Speicherung von plastischen Massen, die, vielleicht ein unverbrauchter Rest der für die Pollenbildung hergeführten Stoffe, nach kurzer Ruhezeit wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden, um bei der Weiterentwicklung der Fruchtblätter und ihrer Samenknospen mitzuwirken.

Das Markgewebe des Hauptsprosses, das im Bereiche der jüngeren Knospen reich an transitorischen Krystallen ist, zeigt im Bereiche der zuletzt geschilderten Knospen keine vollkommenen Krystalle mehr. Die Kerne enthalten nur Krystallreste oder sind vollkommen entleert; Bilder solcher Kerne sind die Fig. 7 a und 7 b auf Taf. 3.

Fig. 7 auf Taf. 1 ist ein schematischer Längsschnitt durch die am weitesten vorgeschrittene Knospe dieser Entwicklungsstufe der Pflanze mit Angabe der behandelten Krystallverteilung.

D. Die Pflanze in Blüte.

Auf Taf. 2 ist in Fig. 6 ein Schema der zur Untersuchung gelangten Pflanze gezeichnet. Die am weitesten vorgeschrittenen

Blüten zeigen den Eiapparat in vollendeter Entwicklung, aus den offenen Blüten ist der Pollen ausgetreten.

In den vegetativen Teilen des **Sproßsystems** findet auf dieser Entwicklungsstufe keine Krystallbildung mehr statt. Die Gewebe, welche in früheren Stadien eine Bildung von transitorischen Eiweißkrystallen erkennen ließen, zeigen durchwegs krystallfreie Kerne. Ja selbst die Epidermis, deren Kernkrystalle bekanntlich am stabilsten sind, weist nunmehr vollkommene Auflösung der krystallisierten Eiweißmassen auf. Nur im Siebteile des einen oder anderen Laubblattes oder im Nervenparenchyme ist hin und wieder ein vollkommener Krystall und da und dort Krystallauflösung zu sehen.

Es ist leicht begreiflich, daß es nunmehr, da die Pflanze, der Befruchtung nahe, bald an die Ausbildung der Embryonen und besonders des reichlich Nährstoffe erfordernden Endosperms schreiten wird, zu einer transitorischen Speicherung plastischer Baustoffe im vegetativen Teile nicht mehr kommen kann. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß selbst die Epidermiskrystalle, deren Lösung nur zum Teil schon vor dem Aufblühen beobachtet werden konnte, auf dieser Entwicklungsstufe vollständig verschwunden und wieder in den Stoffwechsel aufgenommen sind.

Das **Wurzelsystem**, das im früheren Stadium der Untersuchung noch reichlich transitorische Eiweißmassen in den Kernen der Siebelemente und in angrenzenden Zellschichten der Rinde aufwies, zeigt hier eine recht beträchtliche Abnahme dieser Massen. Es mag dies wohl damit zusammenhängen, daß der die Wurzel mit plastischem Materiale versorgende Strom nun nicht mehr so reichlich abwärts zieht, zumal ja das Wurzelsystem auf dieser Entwicklungsstufe das Maximum seiner Ausbildung erreicht haben dürfte und Stoffe zur Neuanlage von Seitenwurzeln und Haustorien wenigstens in dem Maße wie vorhin nicht mehr nötig sind.

Die **Vegetationsspitze** und die derselben zunächst liegenden Knospenpaare, deren Weiterentwicklung nach den Befunden im vorhergehenden Untersuchungsstadium sehr in Frage gestanden, zeigen schon makroskopisch Erscheinungen der Desorganisation. Der mikroskopische Befund bestätigt dies. Nur die Gewebe der Hauptachse sind in der Region dieser Knospen, wenigstens der tieferen, noch lebensfrisch, weisen aber von Krystalloiden nurmehr Spuren auf. Für die oberen lebenskräftigen Knospen gelten die Verhältnisse, die wir für die am weitesten vorgeschrittenen im früheren Entwicklungsstadium festgestellt haben, und so kann sofort zur Besprechung der Krystallverteilung in den **untersten Blüten** geschritten werden.

Hauptsproß, Brakteen und Blütenstiel weisen eine bedeutende Abnahme der Krystallmassen auf. Besonders zu beachten ist die geringe Speicherung in den Geweben des Blütenstieles. Aus den Angaben über die Krystallverteilung auf der vorhergehenden Entwicklungsstufe geht hervor, daß damals namentlich die Kerne des Markgewebes in der Höhe der Kelchinsertion reich an verhältnismäßig großen Krystalloiden. Jetzt findet man hier nur geringe

Spuren. Fast alles ist gelöst, zu einer neuen Bildung kommt es nicht mehr. Das Gleiche gilt für die Zellen des Siebteils und für die Zellen der angrenzenden Rinde; nur die Epidermis ist, wie meistens, auch diesmal durch wenig angegriffene Eiweißkrystalle ausgezeichnet, obwohl auch hier in manchen Kernen die Auflösung der Krystalloide weit vorgeschritten ist.

Ebenso ist die Zahl der krystallführenden Kerne im Kelche und in der Corolle zurückgegangen, ja bei einigen Blüten konnte ich sogar vollständig krystallfreie Petalen feststellen.

Schon bei Besprechung des vorhergehenden Entwicklungsstadiums wurde gesagt, daß eine Ansammlung von Eiweißkrystallen, wie sie dort im Konnektive wahrgenommen wurde, nicht mehr auftritt, die Staubblätter zeigen nur in den Filamenten hin und wieder kleinere Krystalle.

Aus dem Mitgeteilten ersieht man neuerdings, daß die meisten Eiweißkrystalle nur vorübergehend im Kerne aufgestapelt werden, und daß diese Massen in den meisten Fällen bei weiterer Entwicklung der Pflanze verschwinden, selbst aus Geweben, welche wie die Epidermen durch mehrere Entwicklungsstadien hindurch eine gewisse Konstanz der Krystallmasse aufweisen.

Im vorliegenden Stadium der Blütenentwicklung findet die bedeutendste Zellneubildung in den Samenknospen statt, die **Karpelle** benötigen demnach am reichlichsten Baustoffe. Die Krystallansammlung in den Fruchtblättern ist eine so große, daß sie alles bisher Besprochene weit übertrifft. In der Epidermis der Fruchtknotenwand findet man in jedem Kerne ohne Ausnahme bald Einzelkrystalle, bald Krystallgruppen, die mitunter eine ansehnliche Größe erreichen. Die übrigen Gewebe der Karpelle zeigen neben krystallführenden auch krystallfreie Kerne, die Hauptspeicherung auf dieser Stufe trifft man jedoch in den Plazenten und im Funikulus. Besonders periphere Zellen enthalten hier Kerne, in denen nicht selten 16—18 μ lange Reihen eng aneinander schließender Krystalltafeln zu beobachten sind. Fig. 10 a auf Taf. 3 stellt einige Kerne aus diesem krystallreichen Gewebe dar. Die Samenknospe weist mit Ausnahme einzelner Spuren im Integumente jetzt noch keine Krystalloide in ihren Zellkernen auf.

Doch schon jetzt, obwohl die Befruchtung noch nicht erfolgt ist, die, wie wir sehen werden, eine neuerliche Verschiebung der Krystalle verursacht, verraten viele Kerne, daß die Ruhe für die in dieser Form abgelagerten Eiweißmassen von keiner langen Dauer ist. Häufig genug stößt man schon auf dieser Stufe der Entwicklung besonders in den Zellen der Scheidewand auf Kerne, in welchen nurmehr Krystallreste oder gar leere Krystallvakuolen zu sehen sind. Derartige Kerne zeigt die Fig. 10 b auf Taf. 3.

Es ist vielleicht schon hier am Platze, einen Vergleich zu ziehen zwischen den Verhältnissen der Krystallverteilung während der rein vegetativen Entwicklung unserer Pflanze und den Verhältnissen, die wir während der Blütenentwicklung in der Blütenachse und ihren Blattgebilden bis jetzt gefunden haben. Ich glaube, es fällt nicht schwer, einen vollkommenen Parallelismus festzustellen.

Ohne die Größe und Menge der Krystalle, die ja mit dem Alter der Pflanze, der reicheren Nahrungsaufnahme und -verarbeitung entsprechend, wachsen muß, zu berücksichtigen, finden wir dort wie hier die Hauptansammlung der krystallisierten Eiweißmassen stets in nächster Nähe der Meristeme oder der Organanlagen; dort beobachten wir, wie sich mit dem Weiterwachsen an den Vegetationspunkten, hier, wie sich mit der Weiterentwicklung der Blüte, besonders aber der Fruchtblätter die Hauptspeicherung kontinuierlich verschiebt. Was uns die weiteren Entwicklungstadien zeigen, bestätigt dies Verhalten, wie wir aus dem Folgenden sehen werden.

Mehr noch als die Beobachtung fortwährender Krystallbildung und -auflösung in den kernführenden Elementen des Siebteils und in seiner Umgebung scheint mir diese Betrachtung für die Berechtigung meiner früher mitgeteilten Auffassung der Kernkrystalle zu sprechen.

Die Übersicht der Krystallverteilung im Fruchtknoten auf dieser Entwicklungsstufe gibt Fig. 1 auf Taf. 2.

E. Die Pflanze fruchtend.

Die Fig. 7 und 8 auf Taf. 2 geben schematisch die zwei zur Untersuchung gelangten Exemplare wieder.

Die Abnahme der Krystallspeicherung in den vegetativen Organen schreitet fort. Die in allen Internodien fruchtende Pflanze weist nicht nur im Bereiche des Sproßsystems, sondern auch im ganzen Wurzelsysteme kaum mehr als einige wenige Krystallspuren auf. Es ist somit jetzt für unsere Pflanze die Zeit gekommen, da eine Speicherung von Eiweißmassen hier nicht mehr möglich ist, und alles Material, das wir noch auf der vorigen Entwicklungsstufe im Bereiche des Wurzelsystems aufgestapelt fanden, wieder in den Stoffwechsel einbezogen wird. Die Anforderungen der Pflanze erreichen jetzt ihren Höhepunkt: in den befruchteten Blüten wird am Aufbaue der Embryonen gearbeitet, das mächtige Endosperm bedarf zu seiner Füllung bedeutender Mengen plastischen Materials. An eine assimilatorische Leistung der Beblätterung, die der Arbeit in früheren Stadien gleichkäme, ist nicht zu denken, denn ein Blick auf die schematischen Bilder unserer Untersuchungsobjekte läßt erkennen, daß die Zahl der Laubblätter immer mehr und mehr abnimmt. Was die Pflanze von jetzt ab benötigt, muß sich zum großen Teil[1]) schon in ihren Organen mehr oder weniger weit verarbeitet vorfinden.

Auf dieser Entwicklungsstufe wird überdies ein auffallender Unterschied in der Krystallmenge der jüngeren und der älteren Blütenachsen beobachtet. Während die unteren Früchte in bestimmten Geweben ansehnliche Krystalloide aufweisen, bemerkt man in höheren Internodien keine gleichwertige Speicherung. Es ist auffallend, daß die Blüten der höheren Internodien, die auf der-

[1]) Denn es darf nicht außer Acht gelassen werden, daß die grünen Kelchblätter und z. T. die Brakteen ihre assimilatorische Tätigkeit fortsetzen.

selben Entwicklungsstufe stehen wie die unteren im vorhergehenden Untersuchungsstadium, durchaus nicht immer die gleiche Menge krystallisierten Eiweißes zeigen, wie diese gezeigt haben. Wir sehen daraus, daß die Pflanze in dieser Lebensperiode für die jüngeren Blüten nicht mehr so reichlich Baustoffe zur Verfügung hat wie für die zuerst angelegten, und wie ich glaube, aus dem einfachen Grunde, weil die Fruchtbildung in den unteren Internodien sehr viel erfordert.

Nichtsdestoweniger ist in den Früchten ein vollkommener Verbrauch der in Form von Krystallen in den Kernen aufgestapelten Massen niemals festzustellen.

Zum Beweise dessen soll im folgenden die Krystallverteilung bei der Weiterentwicklung der Frucht angegeben werden. Das im vorigen Abschnitte über die Verschiebung der Krystallspeicherung Mitgeteilte wird hiedurch eine neuerliche Bestätigung erfahren.

Aus den Kelchen, welche die Früchte umschließen, sind unsere Eiweißmassen bis auf die Krystalle der Epidermis ganz verschwunden. Ebenso sind in den die Früchte tragenden Achsen nur mehr geringe Spuren bemerkbar. Schon oft genug wurde die Beständigkeit der in peripheren Zellschichten gebildeten Eiweißkrystalle betont, und wir werden dasselbe Verhalten jetzt gleich auch für die Krystalle der Fruchtwandepidermis und des Integuments neuerdings hervorheben müssen. Immerhin zeigt bei gründlicher Durchsuchung der Präparate die Kelchepidermis, daß die Pflanze auch diese Massen zu verwerten weiß. In Fig. 15 auf Taf. 3 sind zwei Kelchepidermiskerne mit vollständig herausgelösten Krystalloiden photographisch wiedergegeben.

Die Wände der Frucht sind durchwegs krystallfrei, nur die Epidermis weist streckenweise jene mächtigen Massen auf, die durch Zimmermanns Bilder genügend bekannt sind. Doch auch hier können Auflösungserscheinungen und gerade nicht selten beobachtet werden, wenn man sich die Mühe nimmt, möglichst viel Schnittserien genau zu verfolgen. Solche Kerne aus dem genannten Gewebe zeigen die Fig. 12 a, b und c auf Taf. 3.

Ein ganz anderes Bild als in der Zeit vor der Befruchtung und Endospermbildung weisen Plazenta und Funikulus auf. Damals Kern für Kern mit mächtigen Krystallen gefüllt, jetzt fast durchwegs nichts als Krystallreste und leere Kerne. Um so weiter ist die Krystallauflösung gediehen, je höher die betreffende Frucht in der Entwicklung steht. Fig. 11 a auf Taf. 3 zeigt aus den genannten Regionen einen Kern, der noch verhältnismäßig krystallreich ist, Fig. 11 b einen Kern mit Krystallresten. Fig. 11 a stellt den selteneren, Fig. 11 b den häufigeren Fall dar.

Die Krystallspeicherung verschiebt sich auf dieser Entwicklungsstufe immer mehr und mehr in die Nuzellen. Hier kann man bald in jedem Kerne ohne Ausnahme reichlich Krystalle feststellen. Dieselben sind verhältnismäßig klein, doch gibt ihre Summe, wenn man die große Zahl der Nucelluskerne bedenkt, eine ansehnliche Masse aufgestapelten Eiweißes. Ein Bild eines Nucelluskernes mit der scharf eingestellten Krystallgruppe ist Fig. 3 a auf Taf. 4.

Besonders groß werden die Krystalloide in manchen Kernen des Integuments, während am Orte der stärksten Zellneubildung, im Keimsacke, weder in Endosperm- noch in Embryokernen, auch nur eine Spur von Eiweißkrystallen zu beobachten ist.

Eine schematische Übersicht der Krystallverteilung auf dieser Entwicklungsstufe der Frucht gibt Fig. 2 auf Taf. 2.

Es erübrigt nun noch, die Verhältnisse anzugeben, die eine Frucht knapp vor der vollendeten Reife, also vor dem Braunwerden der Wand und vor der Loslösung der Samen, aufweist.

Die Zellen des Nuzellargewebes arbeiten an der Ausbildung der Testa und des Samenflügels. Die Kerne dieses Gewebes, deren Krystallreichtum gerade vorhin hervorgehoben wurde, sind nunmehr vollständig krystallfrei; es werden somit auch diese Massen verwertet. Vielleicht bedarf ihrer jede einzelne Zelle für den eigenen Gebrauch, daß aber trotz der wachsenden Verdickung der Zellwände immer noch eine Stoffwanderung von Zelle zu Zelle stattfinden kann, beweisen die zahlreichen Tüpfel, die alle Membranen durchsetzen. Fig. 3b auf Taf. 4 ist ein Bild aus jenem Teile des Nuzellargewebes, aus welchem sich der Nabelwulst des Samens entwickelt. Nur im Integumente bleiben in sehr vielen Kernen die Krystalloide unangegriffen, eine Auflösung derselben konnte ich vor dem Absterben der Zellen nicht nachweisen.

Vollkommen krystallfrei bleibt das Endosperm und der Keimling. Fig. 3 auf Taf. 2 gibt eine schematische Darstellung des Besprochenen.

Überschauen wir auf dieser Entwicklungsstufe die Pflanze in ihrer Gesamtheit, so kann festgestellt werden, daß bis auf die erwähnten Krystalle im Integumente, bis auf einzelne Krystalle in der Epidermis der Fruchtwand und die Krystallreste in den Plazenten, da und dort auch in den Epidermen des fruchttragenden Sproßteiles, der Brakteen und Kelche alles in Form von Kernkrystallen gespeicherte Eiweißmaterial bei der Fruchtbildung verschwindet.

F. Die Kernkrystalle im reifen und keimenden Samen.

Vor Erreichung der vollendeten Reife ist, wie im vorhergehenden gesagt wurde, der Krystallgehalt des Samens ein kaum nennenswerter. Nur die Kerne des Integuments behalten in vielen Fällen die schon in früheren Entwicklungsstadien gebildeten Krystalloide bei, ohne daß eine Auflösung dieser Massen vor dem Absterben der Zellen zu beobachten wäre. Vollkommen krystallfrei sind Keimling und Endosperm, welch letzteres in seinen Zellen die Aleuronkörner in verschiedenen Stadien der Entwicklung, bald kleinere, bald größere durch Säurefuchsin intensiv rot gefärbte Kugeln erkennen läßt.

Der von der Plazenta losgetrennte Samen zeigt uns ganz andere Verhältnisse.

Zunächst muß erwähnt werden, daß der reife Samen rücksichtlich des Nachweises von Kernkrystallen kein angenehmes Untersuchungsobjekt ist. Die Endospermzellen sind mit großen Aleuronkörnern dicht gefüllt, die sich, wie oben mitgeteilt, gerade so wie die Krystallmassen mit Säurefuchsin intensiv rot färben; dadurch wird eine Differenzierung unmöglich, die aber gerade hier sehr von Nutzen wäre, da die Masse der Aleuronkörner den Zellkern niemals deutlich erkennen läßt. Wohl konnte ich in vielen Endospermzellen meistens zentral eine Stelle intensivster Farbstoffspeicherung feststellen, die mich vermuten ließ, daß sich hier der Zellkern befinde und zwar mit viel Wahrscheinlichkeit in einem Zustand reichster Krystallfülle; ein einwandfreier Nachweis gelang indes nicht. Ich versuchte daher den Nachweis mit Schnitten durch eben geerntete Samen ohne jede Vorbehandlung derselben. Das Endosperm enthält neben den in Form von Aleuronkörnern gespeicherten Eiweißmassen reichlich Öl, Stärke ist im reifen Samen nicht vorhanden. Infolge des Ölgehaltes mußte ein Öl als Beobachtungsflüssigkeit als das Zweckmäßigste erscheinen, und tatsächlich gewann ich nach Übertragung der Schnitte in *Ricinus*öl, dessen Lichtbrechungsvermögen nach den gemachten Versuchen dem Brechungsvermögen des *Alectorolophus*öles am nächsten zu liegen scheint, sehr klare Bilder. Bei dieser Behandlung ist selbst in Handschnitten der Nachweis von Krystallen im Endosperme ungemein leicht. Im Zentrum vieler Zellen beobachtet man meist eine Gruppe eng aneinander gereihter oder ohne Ordnung gekreuzter Krystalle von prismatischer Gestalt. die sich durch starke Lichtbrechung vom übrigen Zellinhalte scharf abheben. Da aber in keiner Zelle die Grenzkontur des Kernes nachweisbar ist, so ergibt sich die Frage, ob diese krystallisierten Massen innerhalb des Zellkernes oder außerhalb desselben liegen. Das regelmäßige Auftreten der Krystalle im Zentrum der Endospermzelle läßt wohl die Annahme berechtigt erscheinen, daß wir in allen Fällen Kernkrystalle vor uns haben, bewiesen wird die Sache, wie später gezeigt werden wird, durch die Bilder, die das Endosperm keimender Samen zeigt.

Nachdem nun einmal in Schnitten durch frisches Material der Nachweis von Krystallen, die allem Anscheine nach in den Kernen aufgestapelt sind, gelungen war, trachtete ich nochmals, entsprechende Präparate aus fixiertem und gefärbtem Materiale zu gewinnen. Nach längerem Liegen der mit Sublimatalkohol fixierten Endospermfragmente in absolutem Alkohole gewahrte ich, daß ein der Einsicht in das Zelllumen sehr hinderlicher Inhaltsstoff, das Öl, beseitigt war. Die Schnitte führte ich mit dem Mikrotome so dünn als möglich aus und färbte hierauf mit Säurefuchsin. Aus den auf diese Art gewonnenen Präparaten stammen die Zellen, welche in den Fig. 4, 5 a, 5 b und 5 c auf Taf. 4 photographisch wiedergegeben sind. Die Bilder zeigen ganz deutlich die im Zentrum der Zelle befindliche Krystallgruppe, die ebenso wie die Aleuronkörner im Präparate lebhaft rot gefärbt erscheint. Die Fig. 5 a und b stellen ein- und dieselbe Zelle dar, 5 b ist der Abdruck einer länger exponierten und kräftiger entwickelten Platte und zeigt die

Konturen der Krystalle besser als 5a. Fig. 4 könnte als Bild einer Krystalldruse angesehen werden, doch zeigt eine genaue Beobachtung des Präparates, daß wir niemals Krystalldrusen, sondern stets prismenförmige Einzelkrystalle vor uns haben, die häufig nach verschiedenen Richtungen gekreuzt liegen. Die Größe der Krystallprismen, die mitunter in Vier- oder Fünfzahl zu einer Gruppe vereinigt sind, ist eine bedeutende; manche Krystalle erreichen eine Länge von 9 μ bei einer Breite von 4 μ. Es liegen diese größten Krystalle und auch die größten Aleuronkörner in den Zellen der zentralen Endospermpartieen, je weiter die Zelle gegen die Peripherie liegt, umso kleiner werden die Inhaltskörper; man vergleiche die aus der zentralen Region stammende Zelle in Fig. 4 mit den bei gleicher Vergrößerung photographierten Zellen in Fig. 5a, b und c. Übrigens will ich nicht unerwähnt lassen, daß die Zellen der äußersten Endospermschichte streckenweise krystallfrei sind.

Auch in diesen Präparaten ist es niemals möglich, eine Kernkontur zu unterscheiden. Der Grund liegt offenbar in dem Mangel an Feuchtigkeit. Beim Austrocknen der Samen legt sich das plasmatische Grenzhäutchen des Kernraumes wahrscheinlich so eng an die Inhaltskörper, daß dasselbe nicht mehr bemerkbar wird. Auffallend ist ferner, daß sich neben den mächtigen Eiweißkrystallen nur äußerst selten ein anderer Kerninhaltskörper zeigt. Man möchte fast meinen, Nukleolus und Kerngerüst seien verschwunden; in der Tat ist aber nur ihr Nachweis infolge der Krystallfülle nicht möglich, und die Bilder aus Endospermen keimender Samen, auf welche bald hingewiesen werden soll, lehren, daß Kernkontur und -inhalt gut bemerkbar werden, wenn die Krystalle bei Beginn der Keimung an Masse abnehmen.

Die Bildung der Krystalle des Endosperms erfolgt, soweit meine Beobachtungen Aufschluß geben, erst nach Ablösuug der Samen von den Plazenten, die Aleuronkörner haben zu dieser Zeit schon eine ansehnliche Größe erreicht. Welcher Unterschied zwischen dem Aufbaue der krystallisierten Eiweißmassen des Zellkernes und der Zusammensetzung des in Form von Aleuron gespeicherten Eiweißes besteht, ob überhaupt ein solcher Unterschied vorhanden ist, das dürfte nicht leicht festzustellen sein, ebensowenig ist es möglich, zu erkennen, welche besondere Bedeutung diesen und jenen Inhaltskörpern des Endosperms bei der Keimung zukommt. Tatsache ist, daß mit Beginn der Lebenstätigkeit im Samen nicht nur die Aleuronkörner zu Vakuolen mit flüssigem Inhalte werden, sondern auch die K r y s t a l l e d e r Z e l l k e r n e a n M a s s e a b n e h m e n u n d e n d l i c h g a n z v e r s c h w i n d e n. Die Fig. 6a, b und c auf Taf. 4 zeigen uns Endospermzellen keimender Samen, deren Aleuronkörner bis auf kleine Reste zu Vakuolen geworden sind, und deren jetzt deutlich vom übrigen Zellkörper abgegrenzte Kerne nur mehr kleine Krystallprismen oder -körnchen erkennen lassen. Die an der Peripherie des Kernes bemerkbar werdenden Inhaltskörper sind durch Hämatoxylin blauviolett gefärbt. Ich halte sie für Bruchstücke von Nukleolen oder teilweise für desorganisierte, zusammengeballte Reste des Kerngerüstes, dessen

chromatische Substanz die Färbung bedingt; Krystalloidsubstanz ist es jedenfalls nicht. Kerne, aus denen die Krystallmasse vollständig gelöst ist, und die lediglich diese blauvioletten Körner enthalten, zeigen die Fig. 7 a und b.

Der Nachweis von Kernkrystallen bedeutender Größe in einem typischen Speichergewebe und der Umstand, daß diese Krystalle zu einer Zeit, da die Pflanze der im Nährgewebe gespeicherten Massen für ihre erste Entwicklung bedarf, zugleich mit den übrigen aufgestapelten Stoffen des Samens gelöst werden, ist der beste Beweis für die Auffassung dieser Gebilde als Reservestoffe. Ganz im Gegensatze zu den meist transitorischen Krystallen in den Zellkernen aller Organe während der ganzen Entwicklung unserer Pflanze finden wir in den Kernen des Endosperms nach Erlangung der vollendeten Reife Krystalle, welche die Zeit der Samenruhe überdauern und durch ihre Masse den Zellkern zu einem reichen Eiweißmagazin gestalten, dessen Vorräte bei Beginn der Lebenstätigkeit im Samen der jungen Pflanze zugute kommen.

In den 2—4 μ großen Zellkernen des ruhenden Embryo ist ein Nachweis von Krystalloiden niemals gelungen; die ersten Kernkrystalle weist die Epidermis der Kotyledonen und die äußerste Zellschichte des Hypokotyls zu einer Zeit auf, da das aus dem Samen austretende Würzelchen eine Länge von ungefähr 2—3 cm erreicht hat, und das Endosperm vollständig aufgezehrt ist.

Die Kernkrystalle in den Geweben der Hungerpflanzen.

Ist durch den Nachweis von Krystallbildung und -auflösung in den Zellkernen eines typischen Speichergewebes, des Endosperms, endgültig nachgewiesen, daß diese Gebilde Reservestoffe sind, so führten mich die Beobachtungen in den einzelnen Entwicklungsstadien der Pflanze (das regelmäßige Auftreten von Krystallen in nächster Nähe der Orte regster Zellneubildung, der Nachweis dieser Gebilde in Elementen des Siebteils und in angrenzenden Rindenzellen, endlich die Tatsache, daß alle diese Krystalle nur ein kurzes Dasein haben und bei der Weiterentwicklung der Pflanze mit geringen Ausnahmen immer wieder gelöst werden) zu der schon früher mitgeteilten Ansicht, daß diese Einschlüsse des Zellkerns im Pflanzenkörper vorübergehende Bildungen sind, die einem momentanen Überschusse an zugeleitetem Baumateriale ihre Entstehung verdanken. Ein guter Beleg für die Auffassung, daß diese Massen krystallisierten Eiweißes wirklich nur eine vorübergehende Form von Stoffen sind, die beim Aufbaue des Zellkörpers Verwendung finden, daß diese Gebilde nur deshalb entstehen, weil der Zufluß von Baustoffen reicher ist, als daß im Augenblicke alles verarbeitet werden könnte, wird erbracht, wenn es gelingt, durch Verminderung der Nahrungsbezugsquellen eine Ausbildung von Krystallen ganz oder wenigstens teilweise zu verhindern, **ohne** den pflanzlichen

Organismus soweit zu stören, daß eine Blüten- und Fruchtentwicklung unmöglich wird.

Einzelne Arten der grünen *Rhinanthaceen* haben, wie durch Heinricher's Arbeiten [1]) erwiesen wird, die Fähigkeit, auch ohne Wirtpflanze, also vollkommen autotroph, Blüten und Samen zu erzeugen, können mithin bei Reduktion der Nahrungsquellen den normalen Lebensgang einer einjährigen Pflanze, allerdings nur in zwergiger Form, vollenden. Es gelang, auch von meiner Versuchsart, *Alectorolophus Alectorolophus (Scop.) Stern.*, zwei Pflänzchen bis zur Ausbildung normaler, befruchtungsfähiger Blüten zu ziehen, ohne daß denselben Gelegenheit geboten worden wäre, sich einen Teil der Nahrung aus Wirtpflanzen zu beschaffen.[2]) Eines dieser in Einzelkultur gewachsenen Pflänzchen ist in Fig. 9 auf Taf. 2 etwas verkleinert skizziert. Durch die mikroskopische Untersuchung dieser Exemplare ist nun tatsächlich eine wesentliche Stütze für die geäußerte Annahme über die Bedeutung der Kernkrystalloide gewonnen worden.

Alle untersuchten Schnittserien ergaben nur unbedeutende Spuren krystallisierten Eiweißes und von besonderem Werte ist die Tatsache, daß auch jene Gewebe, die bei der normal ernährten Pflanze zur Blütezeit ungemein reich an diesen Kerninhaltskörpern sind, Epidermis der Fruchtknotenwände, Plazenten, Integumente, von vereinzelten kleinen Kryställchen abgesehen, durchaus **krystallfrei** sind. Der vollkommene Mangel an diesen Gebilden in Geweben, in welchen die Eiweißkrystalle bei normaler Ernährung massenhaft auftreten, frappierte mich anfangs derart, daß ich an eine ungenügende Behandlung der Schnitte dachte. Es wurden neue Schnittserien sämtlicher Gewebe hergestellt, doch auch diese zeigten dasselbe, und so hatte ich keine Ursache mehr, an der Richtigkeit der festgestellten Tatsache zu zweifeln.

---

[1]) Auf S. 100—105 von „Die grünen Halbschmarotzer. I" (Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. Bd. XXXI. Heft 1) findet sich die Mitteilung über die betreffenden Versuche mit *Odontites Odontites (L.) Wettst.* (u. zw. aestivale *Form* = *Odontites verna Bellardi)*, welche Art autotroph zu Blüte und Frucht gelangte. Die Beobachtungen und Versuche rücksichtlich *Euphrasia minima Jacq.*, einer „relativ selbständig entwicklungsfähigen Art", sind in „Die grünen Halbschmarotzer. II". (Jahrb. f. wissensch. Botanik. Bd. XXXII. Heft 3) auf S. 403—408 und in „Die grünen Halbschmarotzer. IV". (Jahrb. f. w. B. Bd. XXXVII. Heft 2) auf S. 269—274 mitgeteilt. „Eine relativ selbständig entwicklungsfähige Art" ist auch *Alectorolophus lanceolatus* (*Neilr.*) Sterneck, Varietät α — *subalpinus* (= *Al. subalpinus* Sterneck). (Vgl. Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 283—287.)

[2]) Über dieses Kulturergebnis von *Alectorolophus Alectorolophus* (Scop.) Stern. (= *Al. hirsutus* All.) hat schon Heinricher berichtet (Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 286). Auf Grund früherer Versuche mit derselben Art (Vgl. Die grünen Halbschmarotzer. II. S. 412—419), die betreffs der Fähigkeit, sich selbständig zu entwickeln, negative Resultate ergaben, hält Heinricher das Ergebnis meiner Kulturen für einen Ausnahmefall (Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 287). Diese Auffassung bestätigt sich vollkommen; es ist mir in den folgenden zwei Jahren nicht mehr gelungen, *Alectorolophus Alectorolophus* in Einzelkultur bis zur Ausbildung von Blüten zu ziehen. Uebrigens muß bedacht werden, daß das Gelingen einer Einzelkultur wesentlich von der Beschaffenheit des Saatgutes abhängig ist, wie schon Heinricher a.a.O. betont.

Es seien einige Notizen aus dem Untersuchungsprotokolle, die sich auf diese Exemplare beziehen, wiedergegeben:

1. Wurzel: In dem Siebteile nahe gelegenen Partieen der Rinde und im Siebteile da und dort Spuren; Zellkerne bis zu 8 μ lang, Kryställchen 1—2 μ, ausnahmsweise 3 μ.

2. Sproß und Blätter: 0.

3. Vegetationsspitze: 0.

4. Kelch: 2 kleinste Kryställchen in der Nähe der Gefäßbündel.

5. Corolle und Androeceum: 0.

6. Fruchtknoten: Vereinzelte kleine Krystalle in der Epidermis der Wand.

Da nahezu die ganzen Pflanzen zu Präparaten verarbeitet wurden, entsprechen die angegebenen Daten, die eine Zusammenfassung der Einzelbeobachtungen sind, der Wirklichkeit vollkommen. Es ist in der Tat der Krystallgehalt der autotrophen Individuen im Vergleiche zum Krystallreichtum der normal ernährten Pflanzen derselben Entwicklungsstufe ein kaum nennenswerter.

Etwas mehr Annäherung an die Verhältnisse normal ernährter Exemplare findet man bei der Untersuchung von Pflanzen, die zwar mit Ausschluß einer anderen Gattung als Wirtspflanze, aber doch so gezogen sind, daß einzelne Individuen auf Kosten anderer derselben Art, die dann in der Entwicklung meist zurückbleiben, bis zur Ausbildung von Blüte und Frucht gelangen. Werden nun diese auf Kosten von Individuen der gleichen Art herangewachsenen Pflanzen untersucht, so kann im allgemeinen festgestellt werden, daß die Krystallverteilung zwar den Verhältnissen entspricht, die von der normal ernährten Pflanze bekannt sind, daß aber die Krystallmasse kleiner ist. Es besteht zwischen der Krystallgröße und -menge dieser und der Krystallmasse der normal ernährten Individuen eine ähnliche Beziehung, wie etwa zwischen Krystallgröße und -menge der spät sich entwickelnden Blüten und Früchte höherer Internodien und der Krystallgröße und -menge der zuerst gebildeten Blüten und Früchte tieferer Internodien bei ein und derselben normal ernährten Pflanze.

Überschaut man die Untersuchungsergebnisse bei den blühenden autotrophen Individuen, bei den blühenden in Dichtsaat gewachsenen Pflanzen, die in Bezug auf Nahrungsquellen den ersteren gegenüber weit besser gestellt sind, und die Beobachtungen, die bei der blühenden Normalpflanze gemacht wurden, so ergibt sich eine auffällige Abhängigkeit der Krystallausbildung von der Quantität der zu Gebote stehenden Nahrung.[1] Diese Abhängigkeit verbunden mit der Tatsache, daß die Pflanze (man könnte fast sagen) **ohne** diese Kerninhaltskörper den Lebenszyklus auf die **engsten** Grenzen beschränken muß, und dabei doch zur Vollendung bringt,

---

[1]) Hiebei handelt es sich zunächst um die rohen Nährsalze. Daß mit der Reduktion der Aufnahme dieser auch der Assimilationsapparat und seine Leistung zurückgeht, ist selbstverständlich.

scheint mir für die Richtigkeit meiner eingangs mitgeteilten Auffassung über die Rolle dieser gespeicherten Stoffe von ganz wesentlicher Bedeutung.

Die Kernkrystalle in den Geweben eines in Nährlösung gezogenen Individuums.

Durch die Beschäftigung mit der Kultur von *Alectorolophus* wurde ich auf den Gedanken geführt, zu versuchen, ob sich der Halbschmarotzer in einer Nährlösung bis zur Entwicklung von Blüten ziehen ließe. Die zu diesem Zwecke angestellten Versuche machen auf Vollständigkeit gar keinen Anspruch, und ich bin mir wohl bewußt, daß auf Grund meiner äußerst kleinen Versuchsreihe kein endgültiges Resultat in dieser Frage erzielt werden kann. Immerhin gelang die Aufzucht eines blühenden *Alectorolophus subalpinus Stern.* und diese Tatsache scheint mir interessant genug, um etwas Näheres hierüber zu berichten.

Was mir von allem Anfange ein positives Resultat etwas fraglich erscheinen ließ, war die Tatsache, daß es nicht möglich ist, *Alectorolophus*-Samen im feuchten Raume auf Filtrierpapier oder Gaze zum Keimen zu bringen. Alle diesbezüglichen Versuche mißlangen. Dies Mißlingen war eigentlich vorauszusehen, denn aus den Keimungsversuchen Heinricher's[1]) geht hervor, daß der Same von *Alectorolophus* eines längeren Liegens im Boden, einer winterlichen Samenruhe bedarf. Es werden erneute Versuche gewiß noch manch wertvolles Resultat über die Keimungsbedingungen dieser Samen bringen, und vielleicht wird es dann möglich sein, diese Bedingungen auch im feuchten Raume zu schaffen, um für Nährlösungskulturen brauchbare Keimlinge zu erhalten. Ich war für meine Kulturen auf Pflänzchen[2]) angewiesen, die in Töpfen gekeimt hatten, deren Wurzeln also schon an das Erdreich gewöhnt waren. Nach möglichst sorgfältiger Reinigung der Würzelchen gelangten zwei Keimpflanzen von *Alectorolophus Alectorolophus* und eine Keimpflanze von *Al. subalpinus* in je ein mit Normalnährlösung[3]) gefülltes Glasgefäß. Die beiden Individuen von *Al. Alectorolophus* gingen ein; das erste am 16. Tage, nachdem es zwei Laubblattpaare entfaltet hatte, das andere nach einem Monate, während welcher Zeit mehrere Laubblattpaare entwickelt wurden. *Al. subalpinus* gedieh in dieser Zeit verhältnismäßig üppig. Das Wurzelsystem verzweigte sich ungemein stark, in den Achseln der Blätter entwickelten sich sogar Seitenzweige und am 35. Tage war die erste Blütenknospe sichtbar. Noch 8 Tage vergingen, bis der Zustand erreicht war, in dem die Pflanze photographiert wurde. Doch schon einige Tage vor der Aufnahme war die Pflanze nicht mehr so frisch wie ehedem, das Wurzelsystem zeigte eine bedenkliche Desorganisation. Das Bild der Pflanze auf

---

[1]) Die grünen Halbschmarotzer. II. S. 414.

[2]) Die Pflänzchen waren eine Woche alt, hatten eine 3—4 cm lange Hauptwurzel mit beginnender Verzweigung und Haustorialanlagen.

[3]) Pfeffer, Physiologie. I. S. 413.

Taf. 4, Fig. 1 zeigt uns die Pflanze in diesem Zustande. Nur der Sproß, die Blätter der mittleren Sproßregion, die kleinen Seitensprosse und der Sproßgipfel mit der entfalteten Blüte und mehreren Knospen erscheinen lebensfrisch, die zwei obersten Blattpaare sind gebräunt und welk, ebenso die untersten, die zum Teil während des Transportes der Pflanze vom Garten ins Institut abgefallen sind. Am ärgsten mitgenommen ist das Wurzelsystem, größtenteils ist es braun und eingeschrumpft. Fig. 2 auf Taf. 4 zeigt uns dasselbe. Wir erkennen auch noch in diesem Zustande seine abnormal starke Verzweigung, das schwache Spitzenwachstum einzelner Seitenwurzeln, da und dort ein Haustorialknötchen, das eine zweite Wurzel ergriffen hat. Der Halbschmarotzer hat es wohl unter ganz ungewöhnlichen Verhältnissen bis zur Blüte gebracht, weiter jedoch wäre dessen Entwicklung unmöglich gewesen. Die Sache ist damit, wie schon eingangs erwähnt, nicht abgeschlossen, nur Versuche auf breiterer Basis könnten eine endgültige Entscheidung herbeiführen.

Daß es übrigens *Al. subalpinus* in der Nährlösung weiter bringt als *Al. Alectorolophus* war nach den Kulturversuchen Heinricher's mit diesen zwei Arten vorauszusehen.[1])

Die lebensfrischen Organe der Pflanze wurden gleich nach der photographischen Aufnahme fixiert, um einen Einblick in die Verteilung, Größe und Menge der Kernkrystalle zu gewinnen.

Hierüber kann im allgemeinen festgestellt werden, daß der Krystallgehalt dieses Individuums relativ größer genannt werden muß, als der bekannte Krystallgehalt einer normal ernährten Pflanze auf gleicher Entwicklungsstufe, also in Blüte.[2])

Während bei dieser der vegetative Teil des Sprosses samt seinen Blättern im Stadium des Blühens nahezu krystallfrei ist, zeigen bei dem in Nährlösung gewachsenen Individuum die genannten Organe nicht nur in den Epidermen, sondern auch längs der Gefäßbündel und in kernführenden Siebelementen reichlich unangegriffene Krystalle. Bekanntlich konnte ich bei den normal ernährten Pflanzen im Assimilationsgewebe der Blätter niemals krystallisiertes Eiweiß nachweisen, hier ist das Auftreten von Krystalloiden in den Palissaden ein nicht seltener Fall. Auch der Sproßgipfel und die Blüten sind krystallreicher als bei der normalen Pflanze. Die Kelchepidermis der entfalteten Blüte zeigt Kern für Kern große Krystallgruppen in einer Häufigkeit, wie ich sie bei einer Normalpflanze in diesem Gewebe niemals beobachten konnte. Selten erblickte ich Auflösungsbilder, die man selbst in den krystallreichsten Geweben der Normalpflanze nicht vermißt. Reichlich krystallführend erwiesen sich die Fruchtknotenwand, die Plazenten, Funikulus, Integumente, kurzum

[1]) Vgl. die Fußnote auf S. 28.

[2]) Man könnte leicht in meinem Vergleiche eines *Al. subalpinus* mit Normalpflanzen von *Al. Alectorolophus,* der zumeist als Versuchspflanze Verwendung gefunden, eine Fehlerquelle erblicken. Ich habe aber, wie schon in der Einleitung der Arbeit gesagt, sehr häufig, allerdings nicht immer, neben *Al. Alectorolophus* auch *Al. subalpinus,* beide auf gleicher Entwicklungsstufe, rücksichtlich der Verteilung der Kernkrystalle untersucht und gefunden, daß die diesbezüglichen Verhältnisse bei beiden Arten sich nahezu vollständig decken.

alle Gewebe, die auf dieser Entwicklungsstufe der Blüte bei normalen Pflanzen Kernkrystalle zu führen pflegen. Wir sehen mithin in diesem Individuum einen wahren Reichtum an Krystallen.

Nach der aus dem früheren gewonnenen Auffassung über die Bedeutung dieser Inhaltskörper, dürfte die eben angeführte Tatsache nicht befremden, wenn wir uns das Lebensschicksal der Pflanze vergegenwärtigen.

Durch nahezu 40 Tage gedieh die Pflanze vortrefflich, die verhältnismäßig zahlreich sich entwickelnden Seitenorgane, Blätter, Sprosse und insbesondere Wurzeln sahen kräftig aus, der Sproßgipfel zeigte mehrere Blütenknospen. Es ist wohl zweifellos, daß diese gute Entwicklung des Individuums darauf zurückzuführen ist, daß dasselbe die reichlich in der Lösung zu Gebote stehenden Nährsalze auch gründlich auszunützen verstand. Die abnormal reiche Wurzelverzweigung zeigt, wie die Pflanze immer mehr und mehr Oberfläche mit der die Wurzel umspülenden Lösung in Berührung zu bringen suchte. Das Individuum kann in der Tat kein Hungerexemplar genannt werden, und ich war mir schon vor der mikroskopischen Untersuchung klar, daß eine Reduktion des Krystallgehaltes in den Geweben dieser Pflanze wie etwa bei den im vorhergehenden Abschnitte behandelten Topfpflanzen nicht nachweisbar sein wird. Nahezu plötzlich versagte das Wurzelsystem; am 41. Tage bemerkte ich schon eine teilweise Bräunung an gewissen Wurzeln, am Abende desselben Tages war der kranke Zustand weitergediehen, am 43. Tage wurde die Pflanze photographiert und zeigte das schon beschriebene Aussehen. Die Ursache der Erkrankung mögen wohl Pilze gewesen sein. Die Desorganisation des Wurzelwerkes mußte notwendigerweise auf den ganzen Pflanzenkörper schädigend einwirken, insbesondere den normalen Stoffumsatz hemmen. Einen Ausdruck dieser Hemmung erblicke ich in der Häufung von Eiweißkrystallen.[1]) Bei dem guten Gedeihen der Pflanze mußte es nach den Erfahrungen, die wir bei der normal ernährten Bodenpflanze gemacht haben, zur Bildung von Krystalloiden in den Zellkernen der bekannten Gewebe kommen, eine ebenso gute Weiterentwicklung der Pflanze war von dem Augenblicke an nicht mehr möglich, da die Wurzel erkrankte, infolgedessen unterblieb auch jede weitere Ausnützung der, wie wir wissen, für gewöhnlich nur temporär gespeicherten Eiweißmassen. In der Tat ist dieses in Nährlösung gewachsene Individuum ein schönes Gegenstück zu den autotrophen Bodenpflänzchen. Diese konnten trotz des Mangels einer Wirtpflanze, also mit kümmerlicher Nahrung den normalen Lebensgang vollenden, befruchtungsfähige Blüten erzeugen, und ihre durchwegs lebensfrischen Organe zeigten nur Spuren in Krystallform gespeicherter Eiweißmassen; jenes gedieh anfänglich verhältnis-

---

[1]) Diese Erscheinung erinnert an den von Heinricher beschriebenen Fall von Krystallansammlung in Laubtrieben der Kartoffelpflanze bei vorhandener Wurzelfäule und mangelnder Knollenbildung. (Über massenhaftes Auftreten von Krystalloiden in Laubtrieben der Kartoffelpflanze. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Jahrg. 1891. Bd. IX. Heft 8.)

mäßig üppig, bis das Wurzelsystem erkrankte, seine normale Lebenstätigkeit einstellte, und was an Baustoff im Pflanzenkörper aufgespeichert war, konnte nicht mehr ausgenützt werden.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse der allgemeinen Untersuchung über Bildung und Auflösung der Krystalloide im Zellkerne habe ich schon auf S. 11 mitgeteilt; es erübrigt demnach, noch die Endresultate der weiteren Abschnitte dieser Arbeit zusammenfassend wiederzugeben. Diese lauten: [1])

1. Epidermis der Kotyledonen und äußerste Rindenschicht des Hypokotyls sind die ersten Gewebe, in welchen Kernkrystalloide nach der Keimung der Pflanze einwandfrei nachgewiesen werden können. Ebenso zeigen alle Organe der Pflanze nach Überwindung des embryonalen Zustandes diese Inhaltskörper zunächst in der äußersten Gewebeschichte. Die hier auftretenden Krystalloide bleiben durch längere Zeit hindurch unangegriffen und nehmen mit dem Alter der Pflanze an Größe zu. Aus den Epidermen der vegetativen Teile des Sproßsystems beginnt ihre Lösung vor dem Aufblühen der Pflanze. Ist die Pflanze in voller Blüte, so sind sie aus diesen Regionen fast vollständig verschwunden. Die äußersten Schichten der Wurzeln erweisen sich erst bei beginnender Fruchtreife durchwegs krystallfrei. Vereinzelte Kerne in den Epidermen des blütentragenden Sproßteiles, der Brakteen und der Kelchblätter und viele Kerne in den Epidermen der Fruchtwände und in den Integumenten der Samen zeigen überhaupt keine Auflösung dieser Massen vor dem Absterben der Zellen.

2. Nach Entfaltung von vier Laubblattpaaren [2]) erscheinen ungefähr 0.4 mm vom Vegetationspunkte entfernt in der Region, wo das Grundmeristem allmählich den Charakter des Markgewebes annimmt, innerhalb der Zellkerne dieses Gewebes zunächst kleinere, in weiteren Stadien der Entwicklung immer größere Krystalloide. Die Region dieser Krystallfülle des Markes ist anfänglich nicht groß, sie erstreckt sich über 2—3 Internodien; zur Zeit der Blütenentfaltung wird sie ausgedehnter. Unterhalb dieser Region sind die Kerne zumeist mit in Auflösung begriffenen Krystalloiden gefüllt, die den Übergang zu den ganz entleerten Kernen der tieferen Regionen bilden. Da bei der Untersuchung aller Stadien der fortschreitenden Entwicklung des Hauptsprosses und der Seitensprosse immer wieder dieselben Verhältnisse beobachtet werden, so folgt, daß die Krystalloide hier nur vorübergehende Inhaltskörper der Zellkerne sind.

Die Krystallbildung in der angegebenen Entfernung vom Vegetationspunkte hört ganz auf, wenn der Vegetationspunkt seine

---

[1]) Die Punkte 1—15 fassen das Schicksal der Krystalloide in den einzelnen Geweben und Organen der normal ernährten Bodenpflanze zusammen.

[2]) Die Gesamtlänge eines solchen Pflänzchens (Sproß + Wurzel) beträgt 7—8 cm.

Tätigkeit einstellt. Die schon gebildeten Krystalle werden von jetzt ab in dem Maße aufgelöst, als die Entwicklung der Blüten fortschreitet. Zur Zeit der Fruchtreife ist aus dem Marke des blütentragenden Sproßteiles alles in Form von Krystallen in den Kernen abgelagerte Eiweiß bis auf Spuren verschwunden.

3. Ungemein reich an Krystallen ist das Mark der Blütenstiele knapp vor der Entfaltung der Knospen. Die größten Krystalloide trifft man um diese Zeit in der Höhe der Kelchinsertion. Auch diese Massen werden bei fortschreitender Entwicklung der Blüte vollständig gelöst.

4. In den Prokambiumsträngen beginnt die Bildung von Kernkrystallen nahezu gleichzeitig mit der Gewebedifferenzierung, zunächst ohne Beschränkung auf bestimmte Regionen innerhalb der leitenden Gewebe. In den vollständig ausgebildeten Gefäßbündeln hingegen lassen die parenchymatischen Elemente des Holzteiles jede Spur von Krystalloiden vermissen, dafür sind diese Gebilde bald in größerer bald in kleinerer Menge in den kernführenden Elementen des Siebteiles nachweisbar. Dies gilt für die Gefäßbündel des Sprosses und seiner Seitenorgane ebenso wie für die Leitgewebe des Wurzelsystems. Die an die Leitbündel grenzenden Zellschichten der Sproß- und Wurzelrinde und das Nervenparenchym der Blätter weisen ebenfalls in vielen Kernen Krystalloide auf.

In allen Entwicklungsstadien der Pflanze und in allen Organen zeigt sich rücksichtlich der Krystallverteilung in diesen Geweben dasselbe: stets sind neben Kernen mit wohlausgebildeten Krystallen Lösungserscheinungen, entleerte Kerne und Kerne mit ganz kleinen Krystallen zu beobachten. Daraus folgt, daß auch hier die Krystalloide nur vorübergehende Inhaltskörper der Zellkerne sind, die beinahe durch die ganze Zeit der Entwicklung immer wieder neu gebildet und aufgelöst werden.

5. Eine auffallende Häufung von Kernkrystallen findet sich innerhalb und in der Nähe der Elemente des Siebteils überall dort, wo ein Seitenorgan angelegt ist: in der Wurzel in der Nähe von Haustorial- und Seitenwurzelanlagen, im Sprosse in der Umgebung der eintretenden Blattgefäßbündel und ganz besonders, wenn sich in der Achsel des betreffenden Blattes ein Seitensproß entwickelt. Diese Krystallmengen nehmen im Laufe der weiteren Entwicklung der Seitenorgane kontinuierlich ab.

6. Die Bildung der transitorischen Kernkrystalle innerhalb der kernführenden Elemente des Siebteils und innerhalb der angrenzenden Gewebeschichten hört im Bereiche des vegetativen Sproßsystems zur Blütezeit der Pflanze vollständig auf; schon vor der Blüte ist eine Reduktion der Krystallbildung hier zu beobachten. Mit beginnender Fruchtreife ist auch im Bereiche des blütentragenden Sproßteiles und im Bereiche des ganzen Wurzelsystems alles in Form von Krystallen in den Kernen deponierte Eiweiß aus den bezeichneten Geweben verschwunden.

7. In den Keimblättern bilden sich, nachdem mehrere Laubblattpaare entfaltet sind, auch in den Kernen assimilierender Zellen Krystalloide. Eine Auflösung der Krystalloide der Kotyledonen

vor dem Abwelken ist nicht allgemein nachweisbar, kann jedoch in vielen Fällen wenigstens teilweise beobachtet werden.

8. Das Assimilationsgewebe der Laubblätter ist fast durchwegs krystallfrei. Wie aus dem 1. und 6. Abs. hervorgeht, verschwinden zur Blütezeit sowohl die im Haut- als auch die im Leitgewebe der Blätter gebildeten Krystalloide. Da und dort finden sich allerdings auch noch zur Blütezeit der Pflanze in den bezeichneten Geweben vereinzelte Kernkrystalle.

9. In den Brakteen und Kelchen treten, nachdem die beiderseitigen Epidermen verhältnismäßig reichlich Kernkrystalle gebildet haben, diese Inhaltskörper auch in einigen Kernen der zentralen Gewebe auf. Diese verschwinden in der Zeit der Fruchtentwicklung vollständig, während jene, wie in Abs. 1 schon bemerkt wurde, vor dem Absterben der Organe teilweise überhaupt nicht gelöst werden.

10. Auch in den Korollen folgt der Bildung der Epidermiskrystalle die Bildung von Krystalloiden in vereinzelten Kernen der zentralen Gewebe bald nach. Am krystallreichsten ist die Korolle zur Zeit des Aufblühens. Die krystallisierten Eiweißmassen verschwinden fast allgemein v o r dem Welken der Blumenkrone.

11. Die Pflanze ist proterandrisch. Schon vor der Blütenentfaltung ist der Pollen in den Antheren vollständig ausgebildet In der Zeit der Entwicklung des Androeceums sind, von schwachen Spuren in der äußersten Schicht der Filamente abgesehen, Krystalloide in keiner Zelle der vier Stamina nachweisbar. Nachdem aber der Pollen seine Reife erlangt hat, füllen sich in sehr vielen Fällen die Zellen des Konnektivs mit größeren Krystalloiden, die bald nach dem Aufblühen fast vollständig gelöst werden.

12. Die erste Bildung von Kernkrystallen in den Fruchtblättern erfolgt knapp vor dem Aufblühen und zwar in der äußeren Epidermis, im Bereiche der Blattbasen auch in darunter liegenden Zellen. Die Menge der krystallführenden Kerne in den Wänden des Fruchtknotens nimmt zunächst mit fortschreitender Entwicklung zu. Ist im Keimsacke der Eiapparat vollkommen entwickelt, so sind die Krystalle der Fruchtknotenwände bis auf jene der äußeren Epidermis zum Teil vollständig gelöst, zum Teil in Lösung. Eine geradezu immense Speicherung krystallisierten Eiweißes erfolgt zu dieser Zeit in den Kernen der Plazenten und der Nabelstränge, die Samenknospen hingegen weisen nur im Integumente kleinere Krystalloide auf. Nach erfolgter Befruchtung beginnt die Auflösung der großen Eiweißkrystalle der Plazenten und Nabelstränge, dafür entwickeln sich in fast allen Kernen der Nuzellen Krystalloide, die Krystalle in den Integumenten nehmen an Größe und Menge zu, die Zellen des Embryo und des Endosperms bleiben krystallfrei. Zu der Zeit, da Nucellus und Integument mit der Ausbildung der Samenschale und des Samenflügels beginnen, ist bis auf einige Krystalle in den Zellen der Integumente, in den Epidermen der Fruchtwände und bis auf vereinzelte Spuren in den Plazenten alles krystallisierte Eiweiß aus dem Bereiche der Früchte verschwunden.

13. Zwischen den zuerst angelegten Blüten und Früchten der tieferen Internodien und den später sich entwickelnden Blüten und Früchten höherer Internodien ist insofern ein Unterschied festzustellen, als die Größe und Menge der Eiweißkrystalle in den Kernen dieser geringer ist als in den Kernen jener.

14. Aus den vorhergehenden Absätzen ergibt sich, daß im Körper unserer Pflanze zur Zeit der Fruchtreifung noch vor dem Absterben der Gewebe alles in den Zellkernen aufgestapelte Krystalloidmaterial verschwindet. Eine Ausnahme machen die Krystalle in peripheren Gewebeschichten der schon genannten Organe.

15. Haben die Samen ihre vollendete Reife erlangt, so bilden sich in den Zellkernen des Endosperms Gruppen mächtiger Eiweißkrystalle. Der ganze Kernraum wird von diesen Gebilden derart erfüllt, daß neben denselben nur äußerst selten ein anderer Kerninhaltskörper nachweisbar ist. Die Krystalle überdauern die Zeit der Samenruhe und werden zu Beginn der Keimung aus den Kernen herausgelöst; dies geschieht zur selben Zeit, da die Aleuronkörner zu Vakuolen mit flüssigem Inhalte werden. Der Nachweis der Kernkrystalle im Endosperme ruhender Samen gelingt durch die Färbung mit Säurefuchsin nicht leicht, da die Aleuronkörner das gleiche tinktionelle Verhalten aufweisen; sehr leicht hingegen sind die Krystallreste in den Kernen der Samen mit beginnender Lebenstätigkeit durch die Säurefuchsinfärbung nachweisbar. Am einfachsten werden die Endospermkernkrystalle der ruhenden Samen gezeigt, wenn möglichst dünne Handschnitte direkt in ein Öl übertragen werden und hier zur Beobachtung gelangen. Im ruhenden Embryo konnten Eiweißkrystalle niemals festgestellt werden.

16. Durch Kultur des Halbschmarotzers bei Reduktion der Nahrungsquellen konnte nachgewiesen werden, daß die Ausbildung der Kernkrystalloide von der Menge der zu Gebote stehenden Nahrung[1]) abhängig ist. Pflanzen, denen nur Artgenossen als Wirte dienen konnten. zeigen zwar in ihren Geweben rücksichtlich der Krystallverteilung die gleichen Verhältnisse wie die an leistungsfähigeren Wirten schmarotzenden Individuen, rücksichtlich der Krystallgröße und -menge aber werden jene von diesen übertroffen. Vollkommen autotrophe Pflanzen konnten in zwergiger Form bis zur Ausbildung normaler, befruchtungsfähiger Blüten gelangen, ohne jemals in den Zellkernen (einzelne Spuren ausgenommen) Eiweiß in Form von Krystallen abzulagern. Die Abhängigkeit der Krystallausbildung von der zu Gebote stehenden Nahrung war nach den Ergebnissen der Stock'schen Experimente[2]), durch welche die Abhängigkeit der Eiweißkrystallbildung von der Menge des aufgenommenen Stickstoffes erwiesen wurde, wohl vorauszusehen, besonders bemerkenswert ist jedoch die Tatsache, daß eine Pflanze, die unter normalen Verhältnissen reichlich Kernkrystalle bildet, auch ohne diese Inhaltskörper den Entwicklungsgang bis zur Ausbildung befruchtungsfähiger Blüten vollenden kann.

---

[1]) Vgl. Fußnote auf S. 29.

[2]) Stock, Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalle. S. 20—23.

17. Es ist gelungen, eine Art von *Alectorolophus*, die schon Heinricher[1]) als selbständig entwicklungsfähig erkannte, *Al. subalpinus Stern.*, in einer Normalnährlösung bis zur Blüte zu ziehen. Die Pflanze gedieh anfänglich sehr gut, begann aber sofort nach der Entfaltung der ersten Blüte wegen nahezu plötzlicher Erkrankung des Wurzelsystems einzugehen. Die mikroskopische Untersuchung der noch lebensfrischen Organe ergab eine reichere Ansammlung von Kernkrystalloiden als in einer normal ernährten Bodenpflanze auf gleicher Entwicklungshöhe.

18. Durch den Nachweis von Kernkrystallen im bedeutendsten Speichergewebe der höheren einjährigen Pflanze, im Endosperm, und durch die Tatsache, daß diese Krystalle zugleich mit den Aleuronkörnern bei beginnender Keimung in den Zellen des Nährgewebes in Lösung übergehen, mithin dem sich entwickelnden Embryo zugute kommen, scheint mir, unter Mitberücksichtigung der von Stock[2]) mitgeteilten Tatsache, daß auch die in den Winterknospen vieler Oleaceen aufgestapelten Kernkrystalle bei beginnender Lebenstätigkeit sich lösen, endgültig erwiesen, daß diese Inhaltskörper der Zellkerne Reservestoffe sind. Durch die Verfolgung des Schicksals der in den Geweben der Pflanze bald da bald dort zu jeder Zeit von der Keimung bis zur Fruchtentwicklung auftretenden Kernkrystalle wird gezeigt, daß auch diese Gebilde bis auf die angegebenen Reste in peripheren Gewebeschichten der fruchtenden Pflanze stets in den Stoffwechsel wieder einbezogen werden, daß wir auch in diesen Eiweißkrystallen Reservestoffe, wenn auch nur meist auf kurze Zeit abgelagert, erblicken müssen.

Heinricher[3]) sieht in den ungelösten Eiweißkrystallen von *Lathraea* den Ausdruck einer kräftigen Ernährung: eine kräftige Pflanze bedarf, nachdem genügend Reservematerial in die Samen transportiert wurde, dieser abgelagerten plastischen Massen nicht mehr. Durch meine in Absatz 16 mitgeteilten Resultate erweist sich Heinricher's Auffassung als vollkommen berechtigt.

19. Eine Vorstellung von größter Wahrscheinlichkeit über die Bedeutung dieser Reservestoffe im Leben der Pflanze von der Keimung bis zur Fruchtreife wird gewonnen, wenn man zwei Tatsachen bedenkt:

a) Die Pflanze vollendet bei Reduktion der Nahrungsquellen auch ohne bemerkenswerte Ausbildung von Kernkrystallen ihren Lebenszyklus.

b) Die reichste Krystallbildung findet bei gut ernährten Individuen stets dort statt, wo in nächster Nähe neue Organe angelegt und weiter entwickelt, wo am regsten neue Zellen gebaut werden, und gerade diese Massen werden im Laufe der fortschreitenden Entwicklung regelmäßig aufgelöst (vgl. die Abs. 2, 3, 5 und 12 dieser Zusammenfassung). Eine kontinuierliche Bildung und Auflösung von Kernkrystalloiden ist überdies bald mehr bald weniger

---

[1]) Heinricher, Die grünen Halbschmarotzer. IV. S. 285.
[2]) Stock, Ein Beitrag zur Kenntnis der Proteinkrystalle. S. 16—17.
[3]) Über die Arten des Vorkommens von Eiweißkrystallen bei *Lathraea*. S. 37.

durch die ganze Lebenszeit der Pflanze bis zur Fruchtreife längs der Hauptbahnen der organischen Baustoffe zu beobachten (vgl. Abs. 4, 5 und 6).

Die aus diesen zwei, nach meinem Dafürhalten, wichtigsten Ergebnissen der Untersuchung gewonnene Vorstellung lautet:

Die während der Lebenstätigkeit der Pflanze in den Zellkernen auftretenden Proteinkrystalle sind stets der Ausdruck eines Überschusses an plastischem Baumaterial und entstehen wahrscheinlich in den meisten Fällen aus dem gleichen Grunde, wie die transitorischen Stärkekörner, zur Verhinderung eines osmotischen Gleichgewichtes, wenn die Baustoffe im Pflanzenkörper zu den Stätten der Organanlagen reichlicher strömen, als daß dieselben im Augenblicke für den Aufbau der neuen Gewebselemente vollständig verwertet werden könnten.

Daß diese Stoffe, deren Speicherung zur Aufrechterhaltung eines günstigen osmotischen Gefälles einmal notwendig war, da und dort überhaupt nicht mehr verwertet werden, scheint mir bei fortgesetzt reicher Ernährung der Pflanze sehr begreiflich.

Nach dieser Vorstellung über die Bedeutung der Kernkrystalle während der Lebenstätigkeit der Pflanze wird auch die in Abs. 17 festgestellte Tatsache, daß sich in den Geweben des in Nährlösung gezogenen Individuums reichlicher Krystalloide fanden als in einer auf gleicher Entwicklungshöhe stehenden normalen Bodenpflanze, verständlich, da die Fortentwicklung jenes, anfänglich recht gut gedeihenden Individuums knapp vor Erreichung des Entwicklungshöhepunktes infolge Wurzelerkrankung nahezu plötzlich gehemmt, damit aber auch jede Verwertung des einmal gespeicherten plastischen Materials unmöglich wurde.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität.

Tafel-Erklärung.

Von den schematischen Darstellungen auf Tafel 1 sind die Figuren 6, 7, 8 und 9 Bildern getreu nachgezeichnet, die von den betreffenden Objekten auf photographischem Wege bei schwacher Vergrößerung gewonnen wurden. Bei den übrigen Schemen auf Tafel 1 erscheint die Querachse sehr stark übertrieben. Die Dekussion wurde weder hier noch bei den schematischen Zeichnungen auf Tafel 2 berücksichtigt: daher liegen alle Seitengebilde des Sproßsystems in einer Ebene.

w Hauptwurzel, sw_1 sw_2 . . Seitenwurzel erster, zweiter . . . Ordnung, *ha* Haustorium, *h* Hypokotyl, *c* Keimblatt, *p* Plumula, *hs* Hauptsproß, *sp* Seitensproß, *bs* Blütenstiel, *1. l*, *2. l* . . . erstes, zweites . . . Laubblattpaar, *s* Vegetationsspitze, k_1 k_2 . . . erste, zweite . . . Blütenknospe, b_1 erste Braktee, *ka* Kelch, *co* Krone, *a* Staubblätter, *con* Konnektiv, *f* Fruchtblätter, *g* Griffel, *fw* Fruchtknotenwand, *p* Plazenta, *fu* Funikulus, *nu* Samenknospe, *es* Keimsack, *i* Integument, *en* Endosperm, *eb* Embryo, *t* Samenschale, *wu* Nabelwulst, *fl* Samenflügel.

Zu der auf Tafel 2 gegebenen Zeichenerklärung ist folgendes zu bemerken: Als Krystalloide bedeutender Größe sind solche bezeichnet, deren größte Schnittfläche 72 bis 272 μ^2, häufig noch mehr, beträgt; Krystalloide mittlerer

Größe sind solche, deren größte Schnittfläche 18 bis 70 μ^2 mißt; unter kleinen Krystalloiden sind solche verstanden, die überhaupt nicht meßbar sind, oder deren größte Schnittfläche bis zu 16 μ^2 Inhalt hat.[1])

Tafel 1.

1. Keimling, noch von der Testa bedeckt. Gesamtlänge des Hypokotyls und der Wurzel 2,8 cm.

2. Keimling mit einem entfalteten Laubblattpaare. Wurzel mit mehreren Seitenwurzeln. Gesamtlänge des Pflänzchens 6,5 cm.

3. Junges Pflänzchen mit vier entfalteten Laubblattpaaren. Reicher verzweigtes Wurzelsystem, Haustorien an mehreren Stellen. Gesamtlänge 7,5 cm.

4. Pflanze mit versteckten Blütenknospen. Länge des oberirdischen Teiles 12 cm.

5. Pflanze mit sichtbaren Blütenknospen. Die untersten Knospen sehr weit entwickelt. Länge des oberirdischen Teiles 22,3 cm (Gesamtbild dieser Pflanze Fig. 5 auf Tafel 2).

6. Längsschnitt durch die Spitze des Seitensprosses dieser Pflanze.

7. Der Ebene des Tragblattes (b_1) paralleler Schnitt durch die Knospe k_1 derselben Pflanze.

8. Längsschnitt durch die Hauptachse mit dem Knospenpaare k^3.

9. Vegetationsspitze derselbe Pflanze: Längsschnitt.

Tafel 2.

1. Teil eines Schnittes, der parallel zur größeren Symetrieebene durch den Fruchtknoten geführt ist. Schematisch. Der Fruchtknoten gehört der Blüte 6 der in Fig. 6 auf dieser Tafel dargestellten Pflanze an.

2. Teil eines Querschnittes durch die unreife Frucht. Schematisch. Der Schnitt ist durch Frucht 6 des in Fig. 7 dieser Tafel dargestellten Exemplars geführt.

3. In der Region des Nabelwulstes geführter Querschnitt durch einen im Reifungsprozesse befindlichen Samen. Schematisch. Aus Frucht 7 der in Fig. 8 dargestellten Pflanze.

4. Ein gleicher Schnitt durch einen reifen Samen.

5., 6., 7. u. 8. Schematische Darstellung von vier zur Untersuchung gelangten Entwicklungsstadien der normal ernährten Pflanze.

---

[1]) Um eine der Wirklichkeit möglichst entsprechende Vorstellung von der Größe dieser Gebilde zu geben, schien mir das Flächenmaß der größten durch den Krystall gelegten Schnittebene für eine einheitliche und möglichst einfache Darstellung am zweckmäßigsten.

Die große Mannigfaltigkeit in der Gestalt der Krystalloide (es treten würfelige, tafelige, säulige und stäbchenförmige Gebilde auf) läßt die Anwendung eines Längenmaßes nicht zu: es müßten mindestens zwei Dimensionen in jedem Falle angegeben werden, was eine übersichtliche Darstellung ungemein erschwerte, da die verschiedenen Gestalten nebeneinander vorkommen.

Zur Beurteilung des Flächenmaßes wurden nicht nur die Krystalle in Schnitten einer Richtung verglichen, sondern auch andere Schnittrichtungen desselben Organs zum Vergleiche beigezogen.

Die beste Vorstellung gewänne man allerdings durch Angabe des Raummaßes. Dies wäre aber stets ein reines Phantasieprodukt. Was uns das Mikroskop bei derart starker Vergrößerung und verhältnismäßig dunkler Färbung der Objekte zeigt, sind Flächen, innerhalb welcher man hin und wieder Projektionen von Kanten und Ecken oder Schatten ahnt.

Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass Krystalloide verschiedener Größe nebeneinander in einem Gewebe vorkommen. Der häufigste Fall war für die Darstellung stets maßgebend.

Enthielten die Kerne mehrere Krystalloide, so wurde die Summe der einzelnen Flächenmaße in Rechnung gezogen, und die Krystalloide eines Kernes der Einfachheit halber als ein großes Krystalloid betrachtet.

9. Skizze eines *Alectorolophus Alectorolophus (Scop.) Stern.*, der es in wirtfreier Einzelkultur bis zur Ausbildung zweier Blüten brachte. $^6/_7$ der natürlichen Größe.

Tafel 3.

Über die Behandlung der Schnitte, nach welchen die Photographien hergestellt wurden, ist der Text zu vergleichen. Die schöne Differenzierung, die durch die angewendete Zimmermann'sche Doppelfärbung erzielt wurde, tritt hier leider nicht hervor. Im Präparate erscheinen die Krystalloide oder deren Restmassen leuchtend rot, die Nukleolen purpurn, die chromatische Substanz[1]) des Kernes blau. Nur in Fig. 2a u. 2b ist eine schwache Differenzierung gelungen, indem die Krystalloide im Vergleiche zu den übrigen Inhaltskörpern heller wiedergegeben sind. Vergrößerung bei allen Figuren 467.

Um die Bilder verständlicher zu machen, will ich der Figurenerklärung die Angabe der Farben jedesmal beifügen: es soll *r* rot, *p* purpurn und *b* blau bedeuten.

1a, b u. c. Kerne aus der Epidermis des Kotyledo. Sieh Tafel 1 Figur 1. Der zentrale Körper in jedem Kerne *r*, die übrigen Gebilde *b*.

2a u. b. Kerne aus der äußersten Rindenschichte des Hypokotyls. Sieh Tafel 1 Figur 1. Der hellere Körper *r*, die übrigen *b*: der in Figur 2b über dem Krystalloid liegende runde Körper *p*.

3a, b u. c. Kerne aus dem Markgewebe unter dem Blütenvegetationspunkte. Sieh Tafel 1 Figur 7. Der große, meist zentrale Körper *r*, die übrigen *b*.

4. In Teilung begriffener und, rechts davon, krystalloidführender Kern aus dem gleichen Gewebe. Die Zellen liegen in nächster Nähe der Gefäßbündel. Der große Körper im rechtsliegenden Kerne *r*, die übrigen Gebilde *b*.[2])

5a u. b. Kerne mit Krystalloiden, die sich im Zustande der Auflösung befinden, aus dem gleichen Gewebe, jedoch weiter vom Blütenvegetationspunkte gelegen. Die Gebilde, welche deutlich in Hohlräumen des Kernes liegen, *r*, die übrigen *b*.

6a u. b. Krystalloidfreie Kerne im gleichen Gewebe aus der untersten Region des Blütenstieles. Die kleinen Körper *b*, der gut erkennbare Nukleolus *p*. In Figur 6b erscheint rechts unten ein Kern mit Krystalloidresten.

7a u. b. Kerne z. T. krystalloidfrei, z. T. mit Restmassen aus dem Markgewebe des Hauptsprosses in der Region der Blüte, in deren Stiel sich die vorher beschriebenen Kerne befinden. Die in Hohlräumen des Kernes liegenden Körper *r*, die übrigen *b*.

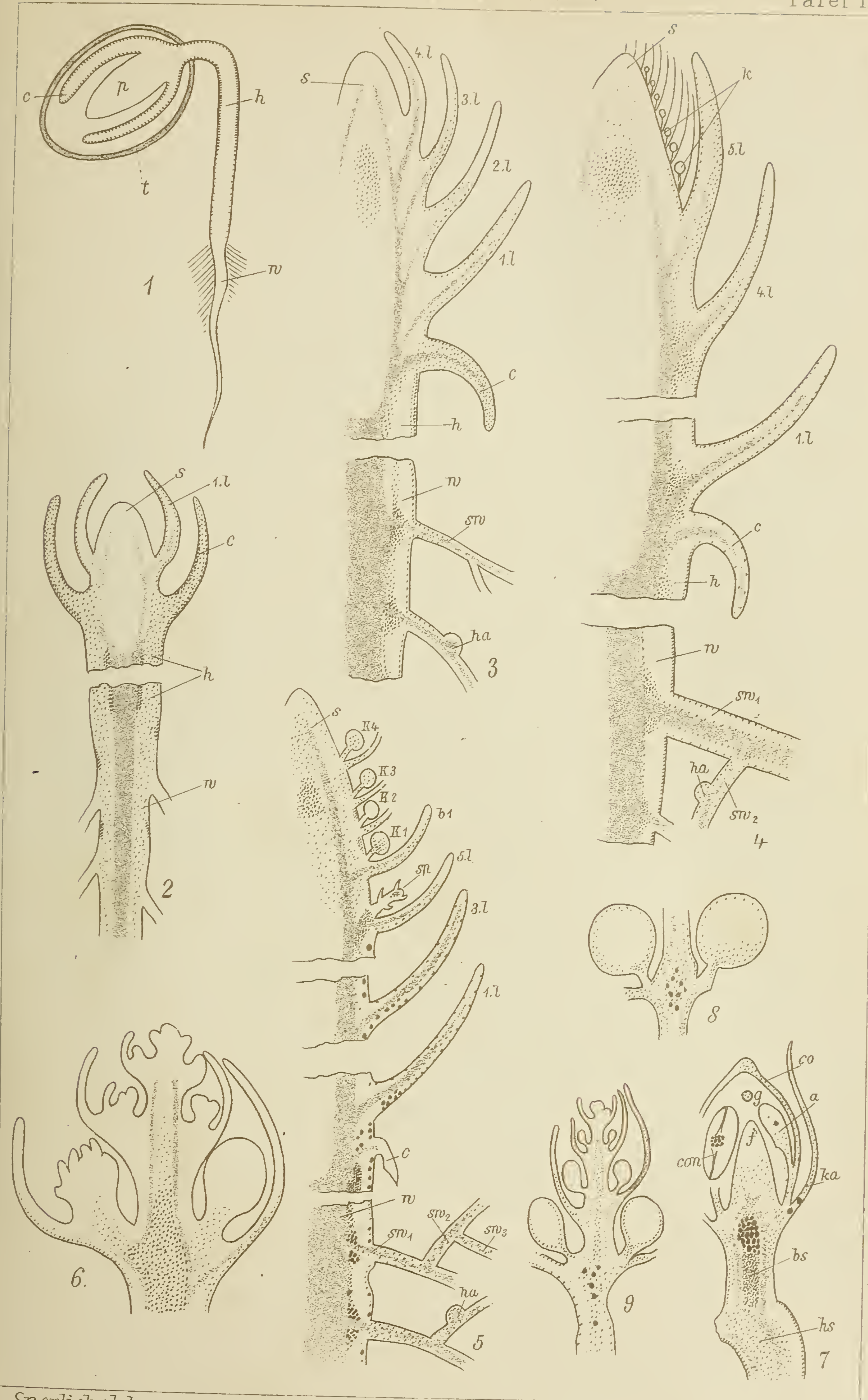
8. Krystalloidfreier Kern aus einer einem Gefäße anliegenden Parenchymzelle des Blütenstieles. Der Hohlraum zeigt die Gestalt des herausgelösten Krystalloids. Alle Inhaltskörper des Kernes *b*.

---

[1]) Ich benütze diesen Ausdruck für die sich mit Hämatoxylin blau färbenden, bald größeren bald kleineren körnigen Gebilde des Kernes vorsichtshalber. Obwohl es besonders in solchen Geweben, die Zellen in lebhafter Teilung enthalten, unzweifelhaft ist, daß wir es mit Chromosomen zu tun haben, ist es doch fraglich, ob die aus meinen Präparaten gewonnenen Bilder über die Gestalt und Größe dieser Gebilde der Wirklichkeit vollkommen entsprechen. Sublimatalkohol, der die Krystalloide in ihrer natürlichen Gestalt so vortrefflich fixiert, ist vielleicht für die aus Chromatin bestehenden Kernbestandteile nicht das beste Fixierungsmittel. Hier entschiede nur ein Versuch mit den andern üblichen Kernfixierungsflüssigkeiten, den ich jedoch, da für den Zweck dieser Arbeit nicht gerade notwendig, nicht ausführte.

Da bei den photographischen Aufnahmen der Kerne meist auf die Krystalloide oder deren Restmassen eingestellt wurde, erscheinen chromatische Substanz und Nukleolen in den Bildern häufig wie große mißgestaltete Ballen, die sich im Mikroskope durch Verschiebung der Einstellung auflösen. Nur in Kernen, welche der Desorganisation nahe sind, wie z. B. in den Kernen des Endosperms zur Zeit der Auflösung, sind die sich mit Hämatoxylin blau färbenden Massen des Kernes tatsächlich zu größeren Klumpen zusammengeballt.

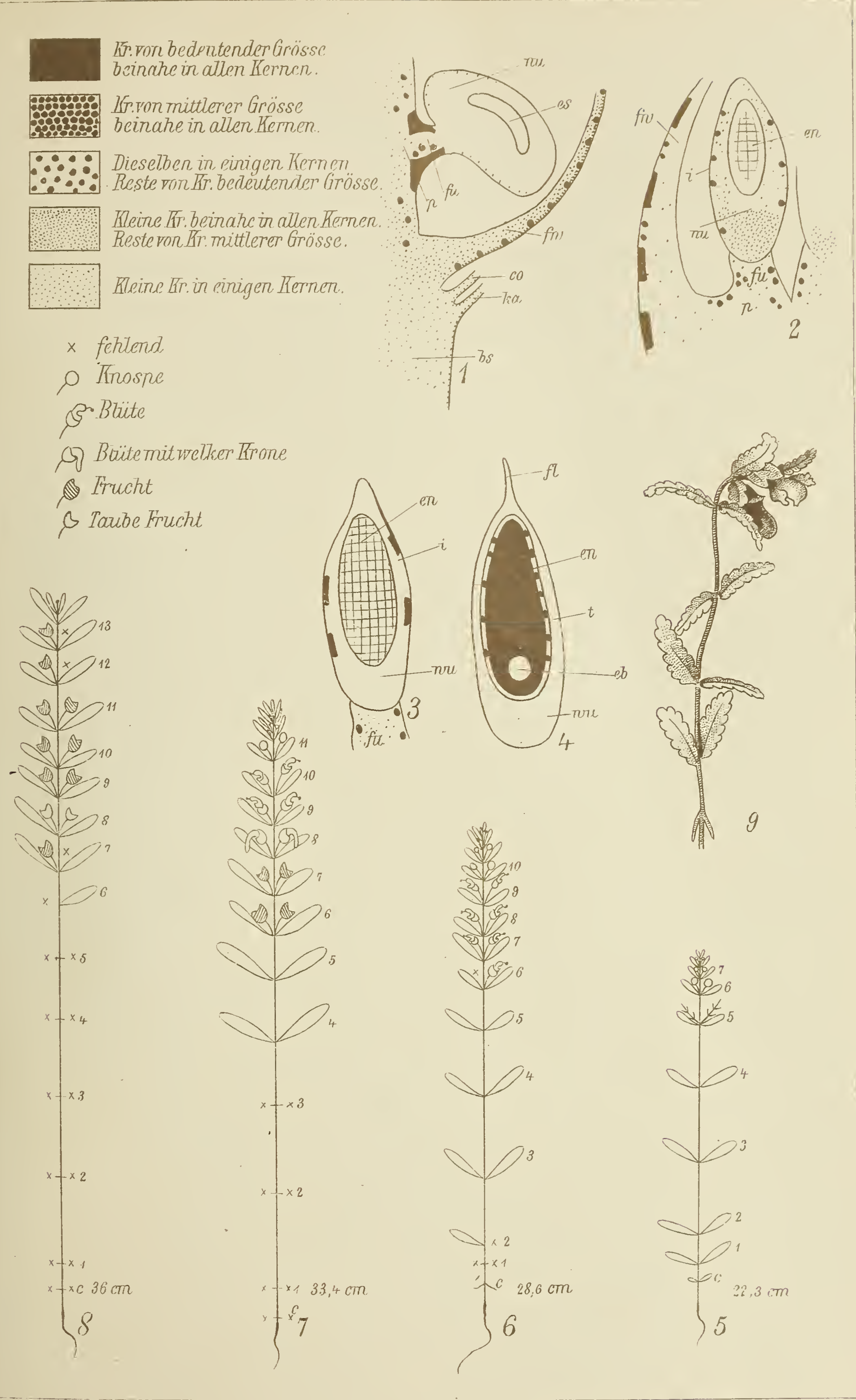
[2]) Die dunklen Pünktchen im Plasma sind Luftblasen.



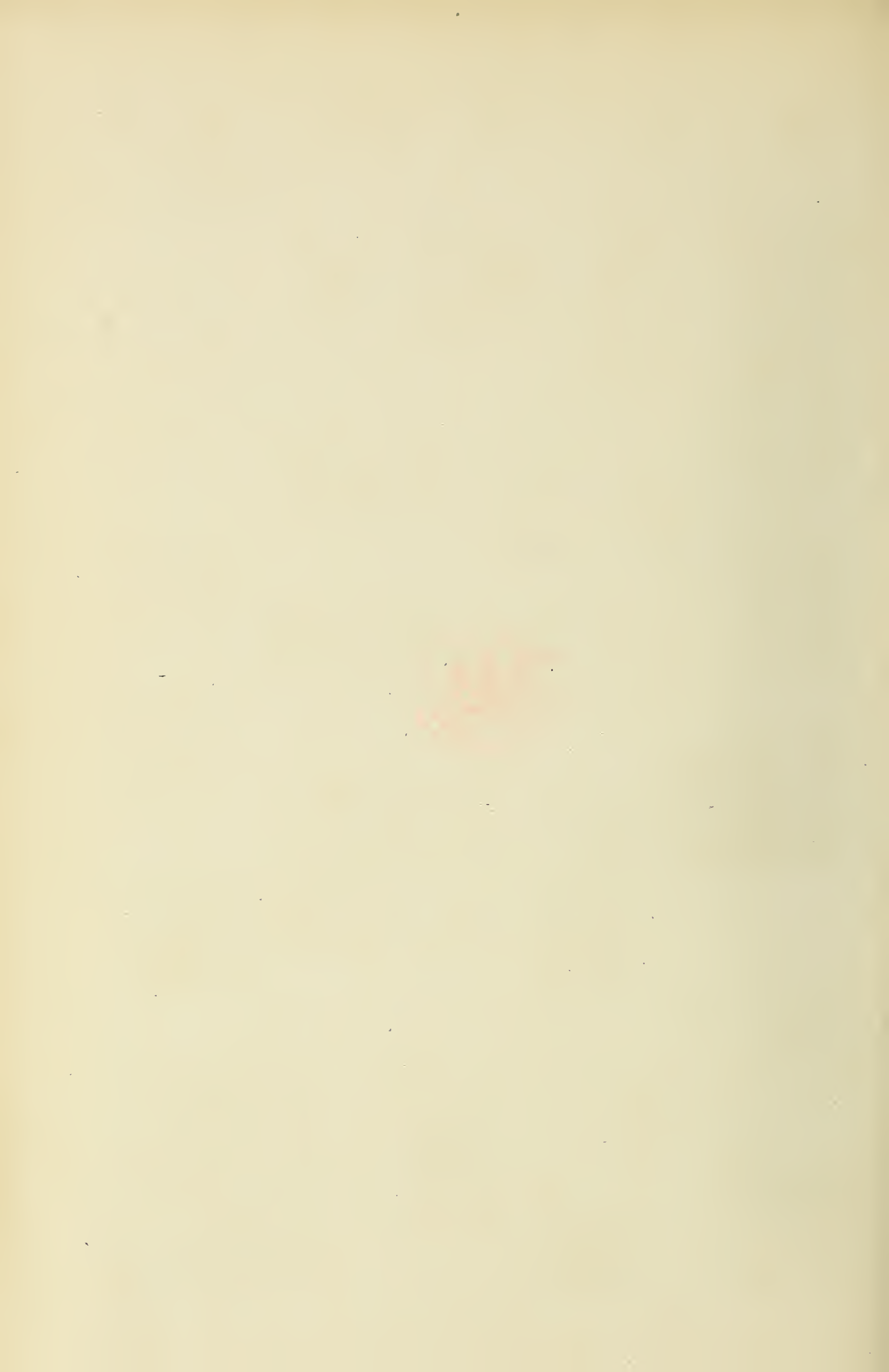
Sperlich del.

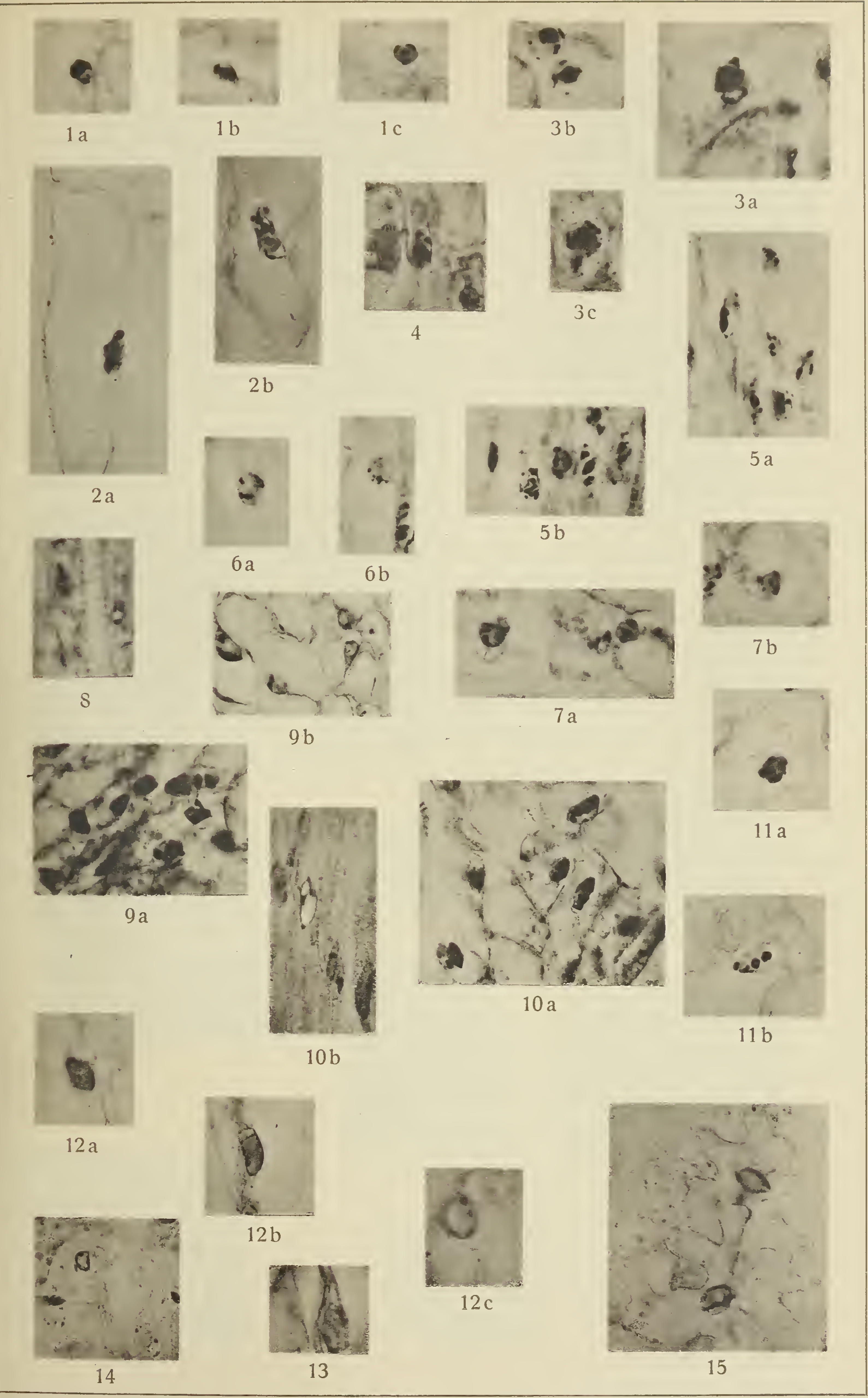
Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.





Sperlich del. Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.





Wagner et Sperlich phot. *Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.*



9a. Krystalloidführende Kerne aus dem Konnektive eines Staubblattes derselben Blüte. Fast alle erkennbaren Körper *r*.

b. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus demselben Gewebe.

10a. Krystalloidführende Kerne aus der Plazenta. Sieh Tafel 2 Figur 1. Fast alle Körper *r*.

b. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus der Mittelsäule desselben Fruchtknotens.

11a. Krystalloidführender Kern aus der Plazenta einer unreifen Frucht Sieh Tafel 2 Figur 2. Fast alle Körper *r*.

b. Kern mit Krystalloidresten aus demselben Gewebe. Fast alle Körper *r*.

12a, b u. c. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus der äußersten Schicht der Fruchtwand. Sieh Tafel 2 Figur 2. Die hier nur schwach sichtliche Körnelung im Hohlraume des Kernes *r*, die übrigen Gebilde *b*.

13. Kern mit gelösten Krystalloiden aus dem Integument. Der Schnitt ist durch eine unreife Frucht der in Figur 8 Tafel 2 skizzierten Pflanze geführt. Auch hier die Körnelung *r*, die übrigen Gebilde *b*.

14. Kern mit herausgelösten Krystalloiden aus der Epidermis des Kelches. Der Kelch gehört Blüte 6 der in Figur 6 Tafel 2 skizzierten Pflanze an. Der Hohlraum hat die Konturen der herausgelösten Krystallgruppe.

15. Kerne mit herausgelösten Krystalloiden aus dem gleichen Gewebe. Dieser Schnitt ist durch den Kelch geführt, welcher die Frucht 6 des in Figur 7 Tafel 2 skizzierten Exemplars umschließt. Alle Körnchen *b*.

Tafel 4.

1. Blühende Pflanze von *Alectorolophus subalpinus Stern,* in Nährlösung gezogen. 5/6 der natürlichen Größe.

2. Dessen Wurzelsystem. An einzelnen Wurzeln sind Haustorialknötchen bemerkbar.

Für die folgenden Figuren gelten die am Anfang der Erklärung von Tafel 3 gegebenen Bemerkungen.

3a. Kern aus jenem Teile des Nuzellargewebes, welcher der Plazenta am nächsten liegt. Innerhalb eines Hohlraumes deutlich eine Gruppe parallel liegender Kryställchen, die übrigen dunklen Körper *b*. Der Schnitt ist in Figur 2 Tafel 2 skizziert.

b. Krystalloidfreie Kerne aus demselben Gewebe. Alle sichtbaren Körper *b*. Der Schnitt ist in Figur 3 Tafel 2 skizziert.

4. Endospermzelle eines reifen Samens. Nahezu im Zentrum erkennt man die mächtigen Krystalloide des Zellkerns, dessen Konturen nicht bemerkbar sind. Die kugeligen Gebilde, welche die Zelle füllen, sind die ebenfalls *r* gefärbten Aleuronkörner.

5a. Ebenfalls eine Endospermzelle. Das im Zentrum liegende Krystalloid hebt sich von der Masse der Aleuronkörner schwer ab.

b. Dieselbe Zelle, länger exponiert und stärker entwickelt. Das Krystalloid sehr deutlich. Die Buckel, die an den Langseiten des Rhomboids liegen, *b* gefärbt.

c. Eine andere Zelle aus demselben Schnitte.

6a, b u. c. Endospermzellen des keimenden Samens aus peripheren Schichten. Die Zellkernkonturen deutlich. Die im Zentrum der Kerne liegenden Körper *r*, die an der Peripherie liegenden *b*.

7a u. b. Ebensolche Zellen aus zentral gelegenen, der vollständigen Auflösung nahen Schichten. Die in den Kernen *(k)*, deren Konturen noch erkenntlich sind, liegenden Körper *b*.

Historisches über den Ringelungsversuch.

Von

M. Möbius.

Es scheint eine allgemein verbreitete Ansicht zu sein, daß Hales aus seinen Ringelungsversuchen in derselben Weise, wie wir dies heute tun, geschlossen habe, der Saft steige nur im Holze in die Höhe. Um nur einige der neueren Lehrbücher zu zitieren, so nenne ich Pfeffers Pflanzenphysiologie (Band 1. 1897. S. 195). Josts Vorlesungen über Pflanzenphysiologie (1904. S. 59) und das bekannte von Strasburger, Noll, Schenck und Karsten herausgegebene Lehrbuch der Botanik, worin (7. Aufl. 1905. S. 166) Noll sogar die Figur XXXI aus Hales reproduziert mit der Unterschrift „Hales Versuch, das Saftsteigen im Holze demonstrirend“. Vielleicht werden mir die Verfasser einwenden, daß sie nur gemeint haben, Hales habe zuerst den Ringelungsversuch angestellt und der richtige Schluß daraus werde jetzt gezogen. Allein jeder unbefangene Leser wird doch durch ihre Darstellung zu dem Glauben verleitet, daß bereits Hales dasselbe wie sie aus seinen Versuchen geschlossen habe, ebenso wie man zu dieser Ansicht kommt, wenn man in Sachs Geschichte der Botanik (S. 523) den Satz liest: „daß der von den Wurzeln zu den Blättern aufsteigende Nahrungssaft, zumal das Wasser nur im Holzkörper und nicht in der Rinde emporsteigt, war aber bereits durch Hales' und andere Versuche hinlänglich bewiesen“. Demgegenüber habe ich bereits 1896 darauf aufmerksam gemacht,[1]) daß Hales noch nicht aus seinen Ringelungsversuchen geschlossen hat, daß das Wasser nur im Holze steige, und im Interesse der historischen Wahrheit scheint es mir nun, da meine Bemerkung unbeachtet geblieben ist, nicht überflüssig zu sein, etwas genauer auf diese Sache einzugehen, die doch in der Pflanzenphysiologie von ziemlicher Wichtigkeit ist.

Hales, dessen bekannte Schrift „Statical essays“ (London 1727) ich in der deutschen Ausgabe von 1748 benutze, hat zweierlei Ringelungsversuche angestellt, die hier in Betracht kommen: einmal hat er die Basis eines Wasser aufsaugenden, abgeschnittenen Zweiges geringelt, sodann hat er einen Rindenring an einem Zweig herausgeschnitten, dessen unverändertes Ende in Wasser tauchte oder der

[1]) Übersicht der Theorien über die Wasserbewegung in den Pflanzen. (Biolog. Centralbl. XVI. 1896. S. 563.)

an dem bewurzelten Stamm belassen war. Den ersten Versuch finden wir beschrieben in der 27. Erfahrung (S. 56). „Ich wollte wissen, ob Äste, wenn sie von ihrer Rinde entblösset wären, dennoch mit gleicher Kraft ziehen würden, als so lange sie noch Rinde haben.“ Er befestigt zwei abgeschnittene Äste, den einen mit der Basis, den andern mit der Spitze an einem Saugrohr: „beide Äste huben den Mercurium auf 8 Zoll. Also daß jeder mit gleicher Kraft als der andere, an seinem Ende zog, und zwar dieses, ohne daß sie Rinde hatten“. Hiermit ist die „Erfahrung“ zu Ende, ein allgemeiner Schluß wird nicht gezogen als der am Rande mitgeteilte: „Vom Ast ohne Rinde ziehet der Stamm und der Gipfel“. Ferner wird in der 43. Erfahrung ein Experiment geschildert mit einem Zweig, der an ein Saugrohr befestigt wurde, nachdem ihm „die Rinde und der Holzansatz des vorherigen Jahres bis 3 Zoll hoch genommen war“. „Das Wasser ward vom Stamm zu $3^1/_2$ Zoll in einer Minute eingezogen.“ „In diesem Falle gehet nun das Wasser aus der Röhre dergestalt in den Ast, daß es nothwendig das innerste Holz vom Aste durchdringen muß.“ Auch hier macht er keine allgemeine Folgerung in unserem Sinne, sondern sieht offenbar in der Erscheinung etwas Abnormes, und das mit Recht, denn aus dem Verhalten der abgeschnittenen Äste könnte man nur den Schluß ziehen, daß für die kurze Zeit, die sie frisch bleiben, das Holz, sogar das innere Holz allein, genügen kann, um die oberen Teile mit Wasser zu versorgen.

Aber viel besser über Hales Ansicht klären uns die folgenden, auch von Pfeffer zitierten Stellen auf, an denen die Versuche mit Ringelungen über der Wasserzufuhr beschrieben werden. In der 40. Erfahrung (S. 76) heißt es: „An eben diesem Tage nahm ich von einem Aste dieser Eiche, der dem vorigen gleich war,[1]) einen Zoll breit Rinde rings umher ab. Zehen Tage darauf waren dessen Blätter ebenso grün, als die auf allen übrigen Zweigen dieses Baumes. Allein die Blätter von diesem und vom vorher gemeldeten Aste[2]) fielen im Winter zeitig ab, da inzwischen alle die andern Blätter, außer die vom Gipfel, den ganzen Winter über auf diesem Baume blieben“. Nachdem dann noch ein Versuch mit Einschnitten in einen Apfelzweig beschrieben worden ist, schließt er mit den Worten: „Hier sehen wir abermals, wie frei der Saft seitwärts gehe, wenn ihm der gerade Weg mehrmals unterbrochen wird“. Noch klarer zeigen uns des Verfassers Auffassung die 45. und 46. Erfahrung. Zur ersteren gehört die von Noll kopierte Figur; der Text lautet: „Am 27. Juli nahm ich viele Aeste von rothen Johannisbeeren, Weinstock, Kirsch-, Aepfel-, Pflaumen- und Birnbäumen, setzte der Stämme Enden in gefüllte Geschirre mit Wasser, nachdem ich die Rinde von einem Zweige als in z einen Zoll breit abgenommen hatte, um zu sehen, ob die Blätter b über z ihre Grüne so lange oder länger als die Blätter der anderen Zweige a, c, d behalten würden. Ich fand aber keinen Unterschied. Denn die

[1]) Ein horizontaler Ast von 1 Zoll Dicke.
[2]) Der Ast war mit Einschnitten versehen worden.

Blätter wurden alle zu gleicher Zeit welk. Indessen, wenn der Saft in g wäre aufgehalten worden (welches zugegeben werden muß, wenn man Saftumlauf glaubet), so wäre zu hoffen gewesen, daß die Blätter b länger grün bleiben würden, als die von den andern Zweigen. Dieses aber geschahe nicht, es war auch gar kein Zeichen von Feuchtigkeit in z vorhanden". Hier handelt es sich also gar nicht darum, etwas über das Aufsteigen des Wassers zu erfahren, sondern zu beweisen, daß der Baumsaft nicht zirkuliert, auch nicht darum, ob die Blätter am geringelten Zweig früher welken als am nicht geringelten, sondern ob sie länger frisch bleiben, als die anderen! Die 46. Erfahrung beginnt folgendermaßen: „Im Monat August nahm ich einem jungen frischen Aste von einer Eiche, der nach Nordwest zu stund, einen Zoll breit Rinde ab. Die Blätter von diesem und von einem andern Aste, dem eben so viel Rinde auf gleicher Stelle und zu einer Zeit genommen war, fielen zeitig ab, ich meine gegen Ende des Oktobers, da inzwischen die Blätter von allen anderen Aesten dieses Baums, die von der Spitze ausgenommen, den Winter über stehen blieben. Dieses ist wiederum ein Beweis, daß weniger Saft in Zweige, denen die Rinde genommen ist, als in die andern, gehet. Den 19. April folgenden Jahres brachen die Knospen dieses Zweiges fünf oder sechs Tage zeitiger auf, als mit andern Zweigen dieses Baums geschahe. Man kann die Ursache wahrscheinlich genug darin suchen, daß diese abgeschelte Zweige viel weniger rohen Saft in sich ziehen, als die übrigen".[1]) Wer nun noch zweifelhaft ist, wo Hales die Bahn des aufsteigenden Saftstroms sucht, der vergleiche die 44. Erfahrung. „Den 9. August um 10 Uhr vormittags befestigte ich, wie bei nächst vorstehender Erfahrung, einen Kirschast, 5 Fuß lang und einen Zoll im Diameter; nahm ihm aber keine Rinde noch oberste oder äußerste Holzribbe am Stamm, sondern begnügte mich, nachdem ich die Röhre mit Wasser gefüllet, 3 Zoll über des Stammes Ende ein Stück Rinde einen Zoll breit abzunehmen." „Es ist demnach zu vermuthen, daß der Saft zwischen Rinde und Holtz so gut aufsteiget, als in andern Theilen. Und weil wir durch andere Erfahrungen befunden haben, daß das meiste vom Saft durch die auf die Blätter fallende Sonnenwärme heran und in die Höhe gezogen wird, die eben dieserwegen so breit und dünner gemacht zu seyn scheinen: so ist es höchst wahrscheinlich, daß der Saft auch durch die der Sonne am meisten ausgesetzten Theile steige, darunter dann die Rinde gehört." Also trotz der oben angegebenen Versuche, bei denen der nur mit dem Holz eintauchende Zweig Wasser saugt, hält es Hales für höchst wahrscheinlich, daß der Saft durch die Rinde steige! Daß der Saft auch durch das Holz steigen kann, hat er ja sicher gewußt, sagt aber nirgends, daß es unter natürlichen Verhältnissen geschehe. Da er nun das Vorhandensein eines absteigenden Stromes überhaupt bestreitet, so wird seine Meinung ganz richtig von dem Verfasser der Einleitung (von des Pflantzwerks inwendiger Structur, S. XX)

---

[1]) Hales meint, in den saftärmeren Zweigen würde sich der rohe Saft eher verdicken, d. h. zur Verarbeitung und Organbildung geeigneter werden.

mit den Worten wiedergegeben, „daß der Saft sowohl in Rinde als Holz nur aufwärts steige“.

Hat also einerseits Hales den Ringelungsversuch in Hinsicht auf den Transpirationsstrom nicht richtig gedeutet, so hat er andererseits auch nicht das Verdienst, diesen Versuch zuerst angestellt zu haben, was wir umso eher zugestehen dürfen, als die Verdienste jenes Autors um die Pflanzenphysiologie auch ohne dies groß genug sind. Als erster vielmehr, der den Ringelungsversuch zu wissenschaftlichen Zwecken angestellt hat, ist, so lange nicht eine frühere Erwähnung des Versuches nachgewiesen werden kann, Malpighi anzusehen, der ja in so Vielem der Erste gewesen ist. Was er über diesen Punkt sagt, finden wir am Ende des zweiten Teils seiner Anatome Plantarum (1679, Bearbeitung in Ostwalds Klassikern, S. 118—119): „Welches der Weg des Nahrungssaftes ist und ob der Saft von den äußersten Spitzen der Pflanzen zu den untersten Theilen zurückfließt und nach Bedürfniß nach der ganzen Peripherie, nach oben und unten getrieben wird, das ist fraglich“. . . . „Einiges Licht darüber verbreiten die von mir an verschiedenen Bäumen angestellten Versuche. An einigen Sproßen und Zweigen nämlich habe ich einen horizontalen Schnitt in die Rinde gemacht und von ihr und dem Bast einen Ring abgetragen, sodaß das darunter befindliche Holz freigelegt wurde.“ Dies geschah an den Zweigen des Ahorn, der Pflaumen, Quitte, Eiche, Weide, Pappel, Hasel u. a. Das Verhalten des oberen Teiles wird nicht berücksichtigt, sondern nur die Kallusbildung beschrieben. Diese wird zunächst durch den absteigenden Saft erklärt, weiter unten aber wird die Vermutung ausgesprochen, daß sie auch durch die Wirkung des aufsteigenden Nahrungssaftes erklärt werden könne: „Denn da nach Durchschneidung der Rinde der Nahrungssaft nur durch die Röhren des Holzes aufsteigen kann, so würde er nach der engen und beschränkten Stelle über dem Schnitt das weite Gebiet der Rinde treffen und sich hier nach außen verbreiten können, daher wäre er im Stande, durch sein Verweilen an dieser Stelle ein Wachsthum der nächstliegenden Theile zu veranlassen“. Hier wird also gesagt, daß bei der Ringelung der Saft nur durch das Holz steige, daß letzteres aber die eigentliche und einzige Bahn dafür sei, hat Malpighi aus dem Versuch nicht gefolgert und überhaupt nicht angenommen, sagt er doch schon in der Idea (S. 23 der Übersetzung): „Ebenso läßt sich nachweisen, daß der Saft durch die Röhren des Holzes und der Rinde zu den Aesten und Blättern aufsteigt“.

Was Malpighi gesagt hat, wird fast mit denselben Worten wiederholt von John. Ray, den Strasburger zunächst zitiert, wo er in seinem bekannten Werke über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen von dem Ringelungsversuch spricht. Im ersten Buche seiner Historia plantarum (1686, S. 9) handelt das fünfte Kapitel von den Inhaltskörpern der Stämme und der Bewegung des Saftes nach eigenen Beobachtungen und denen des Malpighi und Grew. So finden wir denn auch als beiläufige Bemerkung folgende eigene Beobachtung über einen Ringelungsversuch: „Hier kann darauf hingewiesen werden, daß ein ringförmiges

Herausscheiden der Rinde nicht immer und nicht jeden Baum tödtet, wie man gewöhnlich meint,[1]) denn ich beobachtete, daß eine Stechpalme *(Agrifolium)* an der man einen Rindenring von fast Handbreite weggenommen und das Holz bloßgelegt hatte, mehrere Jahre am Leben blieb". Nach Anführung der oben zitierten Angaben von Malpighi stellt er den Satz auf: „daß der Saft nicht nur zwischen Rinde und Holz aufsteige, sondern auch in den Gefäßen innerhalb des Holzkörpers selbst".

Von Schriftstellern des 18. Jahrhunderts nach Hales wären zu erwähnen de la Baisse, Bonnet und Duhamel du Monceau. Des erstgenannten Schrift: Sur la circulation de la sève des plantes (1753) ist mir nicht zugänglich gewesen, doch gibt Bonnet einen Auszug von ihr, aus dem hervorgeht, daß er Ringelungsversuche angestellt und dem Holzkörper die Leitung des aufsteigenden Saftes zugeschrieben hat. Bonnets Schrift: Récherches sur l'usage des feuilles dans les plantes etc. (1754) hat mir in der deutschen Übersetzung von J. C. Arnold (Nürnberg 1762) vorgelegen und hier heißt es (S. 152): „Ich habe Zweige von Apricosenbäumen und Pappeln ringförmig geschälet und überdieß an diesen Zweigen ganze Röhren von der Schale abgelöst, sodaß das Holz bloß lag. Bald habe ich die Schale an dem unteren Ende des Zweiges, an demjenigen, welches in die Dinte gesetzt werden sollte, weggenommen, bald ein wenig über, bald ein wenig unter dem Punkte, an welchen die Oberfläche der Flüssigkeit reichen sollte. In allen diesen Fällen ist die färbende Materie so hoch gestiegen und hat die Holzfasern so stark gefärbt, als wenn ich die Rinde nicht weggenommen hätte. Wenn ich also nicht aus allen den vorhergehenden Versuchen gewußt hätte, daß die färbende Flüssigkeit in den Holzfasern, nicht aber in den Fasern der Rinde steigt, so würde mich der eben angeführte Versuch davon überzeugt haben".

Daraus ergibt sich also, daß schon de la Baisse und Bonnet den Ringelungsversuch anders als Hales und richtig gedeutet haben, indem sie die nächstliegende Erklärung benutzten und schlossen, daß der Saftstrom durch das Holz geht, da ja der Versuch zeigt, daß er durch das Fehlen der Rinde nicht beeinträchtigt wird. Bonnet hat dies durch die gleichzeitige Färbung des Holzes bestätigt und von nun an sehen wir das Aufsaugenlassen von gefärbten Lösungen eine große Rolle bei den Untersuchungen über die Saftbahnen in der Pflanze spielen. Daß das Wasser im Holze aufsteige, folgern auch Duhamel du Monceau und Knight aus ihren Ringelungsversuchen, aber ich will doch etwas näher auf deren Darstellung eingehen, einesteils schon deshalb, weil sie von Pfeffer neben Hales zitiert werden, andernteils weil ich glaube, daß es Manchen interessieren dürfte, zu erfahren, wie diese älteren Autoren die Ringelungen angestellt und sich darüber ausgesprochen

---

[1]) Beim Nachsuchen, ob ältere Anleitungen zur Pflanzenkultur etwas über die Ringelung enthalten, habe ich nur folgende Stelle im Praedium rusticum (1554) gefunden, das nach Pritzels Thesaurus von Charles Estienne (Carolus Stephanus) geschrieben ist: „Corticis in orbem detractio, quam decorticationem vocant, communis omnium arborum aut certe plurimarum interitus est" (l. c. S. 290).

haben. Zu verwundern ist es nur, daß keiner von ihnen hervorhebt, daß sie bei dieser Sache zu den entgegengesetzten Resultaten kommen wie Hales, dessen Schrift sie doch gekannt haben und zitieren; Duhamel beschreibt sogar ausführlich einen Versuch von Hales, den wir oben (vgl. 43. Erfahrung) auch erwähnt haben. Jedenfalls wird von den beiden folgenden Autoren die Frage nach der Bahn des aufsteigenden Saftes mit besonderer Gründlichkeit behandelt.

Duhamel spricht über den Gegenstand in seinem bekannten Werke Physique des arbres (1758). Im 5. Buch des zweiten Bandes ist der Artikel IX eigens der Frage gewidmet: „ob der Saft, der in den Bäumen emporsteigt, zwischen Holz und Rinde oder durch das Holz oder durch die Rinde in die Höhe geht?“ Verfasser macht darauf aufmerksam, daß bei hohlen Weiden der Stamm zwar manchmal nur noch aus Rinde zu bestehen scheint, daß aber in Wirklichkeit noch einige Lagen gesunden Holzes vorhanden sind. Sodann zu den Experimenten übergehend sagt er: „Die Versuche, die de la Baisse, Bonnet und ich mit Injectionen gemacht haben, beweisen ganz unbestreitbar, daß der Saft in den Bäumen durch das Holz und in den krautigen Pflanzen durch die verholzten Stränge steigt: sie scheinen sogar festzustellen, daß der Saft nicht durch die Rinde steigt und daß nur sehr wenig Saft zwischen Holz und Rinde steigt. Uebrigens muß man sich erinnern, daß, wie wir oben, Buch IV, Cap. III, gesagt haben, dicke Eichen, die wir total entrindet hatten, nichts destoweniger mehrere Jahre weitergelebt hatten und daß diejenigen, die so entrindet und vor der Gluth der Sonnenstrahlen und dem Angriff des Windes bedeckt gehalten waren, eine neue Rinde gebildet hatten“. Nachdem er hervorgehoben, welche große Quantitäten von Wasser zur Ernährung der oberen Teile und zur Transpiration verbraucht werden, schließt er diesen Abschnitt mit den Worten: „trotzdem mußte in den Bäumen, die ich entrindet hatte, dieser ganze Saft durch das Holz gehen, ja noch mehr, er mußte durch das ausgebildete Holz (formé) gehen, denn der Splint dieser Bäume war abgestorben und vertrocknet“. Die Ringelung ist an einer früheren Stelle beschrieben und abgebildet, sie ist ausgeführt, um zu untersuchen, ob sich nach der Entfernung der Rinde neues Holz bildet. So sagt er (Bd. II, S. 42 der französischen Ausgabe): „In dieser Absicht entfernte ich zur Zeit des Saftes einen Rindenring von 3 bis 4 Zoll Breite rings um den Stamm junger Bäume, Ulmen, Pflaumenbäume etc.“ Wie aus der weiteren Beschreibung und Zeichnung hervorgeht, wurde aber der Stamm, in einiger Entfernung über der Ringelungsstelle abgeschnitten, um über die entrindete Stelle einen Glaszylinder schieben zu können, der dort befestigt wurde und das Austrocknen des Holzes verhüten sollte. Während also dieser Versuch nicht für die Frage des Saftaufstiegs verwendbar ist, dient ihr um so besser der folgende. Im Frühjahr, als die Kirschbäume im vollen Saft standen, wurden an einigen derselben die Rinde in der ganzen Länge des Stammes entfernt, wie man es bei jungen Eichen zur Gewinnung der Gerberlohe macht. Die entrindeten Stämme wurden

sofort mit Stroh umhüllt und auf der Mittagsseite noch durch eine Strohmatte vor der Sonne geschützt. Der entrindete und der mit Stroh umgebene Stamm ist Fig. 66 und 67 (Pl. 8 du livre IV.) abgebildet (vgl. unsere Figur) und hierauf bezieht sich auch das oben angeführte Zitat, wobei Verfasser offenbar nur an die vergleichsweise erwähnten Eichen, nicht an die wirklich zum Versuche benutzten Kirschbäume gedacht hat. Diese blühten etwas später als die unversehrten und setzten Früchte an, obgleich sie einen Teil



der Blätter und viele dünne Zweige verloren hatten. „Im folgenden Jahre schien der Baum noch etwas kränklich, aber im dritten fand ich ihn wieder ganz hergestellt, nahm daher die Strohhülle ab und fand ihn mit einer neuen Rinde bedeckt.“ Wie lange der Baum mit Unterbrechung der Rinde gelebt hat, geht also aus diesem Versuche nicht ohne weiteres hervor.

Daß Duhamel den Ringelungsversuch zunächst anderer Beobachtungen wegen angestellt hat, kommt nicht in Betracht, jedenfalls ist er der erste, der aus diesem Versuche, ohne Benutzung farbiger Lösungen, den Schluß zieht und mit deutlichen Worten ausspricht, daß der Saft nur durch das Holz emporsteigt. Freilich verwendet

er zur Bestätigung dieses Satzes auch farbige Lösungen und schreibt ihnen sogar eine noch stärkere Beweiskraft zu, wie aus den Worten hervorgeht (l. c. S. 299): „es gibt bisher nur die farbigen Lösungen, die man in die Gefäße der Pflanzen eindringen läßt, um zu beweisen, daß der Saft nur in dem verholzten Theile des Holzes aufsteigt". So sind wir in der Lage, die Verdienste Duhamels um die Pflanzenphysiologie etwas höher anschlagen zu können, als dies Sachs in seiner Geschichte der Botanik tut, wo (S. 529) nur erwähnt wird, daß Duhamel erkannt habe, daß in der Rinde ein wachstumsfähiger Saft sich abwärts bewegt, wo aber die zu richtigen Ergebnissen führenden Untersuchungen jenes Autors über die Bahn des aufsteigenden Saftes übersehen worden sind.

Knight veröffentlicht seine Versuche in einem Aufsatz in den Philosophical Transactions von 1801 (Vol. 91, S. 333—353, Pl. 24—27): „Nachricht von einigen Versuchen über das Aufsteigen des Safts in den Bäumen". Es ist wohl um so eher gestattet, aus diesem Aufsatze einiges zu zitieren, als er nicht mit in die von Ambronn besorgte Ausgabe der physiologischen Arbeiten Knights in Ostwalds Klassikern aufgenommen ist; eine deutsche Übersetzung findet sich in den „Beyträgen zur Pflanzenphysiologie" von L. C. Treviranus (Göttingen 1811), der 10, die Pflanzenphysiologie betreffende Abhandlungen von Knight übersetzt hat.

Der genannte Autor beschreibt nach einigen einleitenden Worten den Ringelungsversuch, zu dem er eine Anzahl junger Holzäpfelbäume seines Gartens verwendet: an der einen Hälfte der Stämme, die mehr als 2 Zoll im Durchmesser und gleich kräftig waren, machte er im Frühjahr 1799 zwei kreisförmige Einschnitte durch die Rinde in der Entfernung von etwa $^1/_2$ Zoll und beseitigte die Rinde zwischen den Schnitten vollständig. Die andere Hälfte der Stämme wurde unversehrt gelassen. „Zu der gewöhnlichen Jahreszeit stieg der Saft bei allen in gleicher Menge und ihre Zweige sproßten während des ganzen Frühlings in gleicher Üppigkeit." Wenn nun auch weitere modifizierte Versuche zu demselben Resultat führen, so wird doch der sich ergebende Schluß, daß das Wasser nur im Holze steigt, noch nicht gezogen, wenigstens nicht klar ausgesprochen und zwar weil zugleich immer das Verhalten des Teiles unter der Ringelung und die Ernährung durch den absteigenden Saft berücksichtigt wird. Wir sehen dann weiter, wie Verfasser den Ringelungsversuch mit Versuchen über das Aufsaugen von Farbstofflösungen verbindet: „Da ich mit den Kanälen, durch die der Saft in das Blatt geleitet wird, noch unbekannt war, so machte ich mir einen dunkeln Aufguß durch Macerirung der Schalen sehr dunkeler Weintrauben in Wasser, präparirte einige einjährige Triebe vom Apfelbaum und von der Roßkastanie in der oben erwähnten Weise,[1]) schnitt sie dann einige Zoll unter den Einschnitten ab und stellte sie für einige Stunden in die gefärbte Lösung. Durch Querschnitte fand ich nun, daß das gefärbte Wasser durch die Poren

---

[1]) Es wurden 2 Ringelungen übereinander gemacht, sodaß zwischen beiden an der stehen gelassenen Rinde ein Blatt entsprang.

des Holzes über die beiden Ringelungsstellen hinaus und in die isolirten Blätter gestiegen war; aber weder die Rinde noch der Saft zwischen ihr und dem Holze hatten Farbe angenommen, auch das Mark nicht, oder doch sehr wenig und nur an den Ecken". Was sodann Knight über die den Saft leitenden „Central-Gefäße" sagt, ist ziemlich unklar und teilweise irrtümlich und wird von Treviranus recht gut kommentiert. Es sollte nun noch die Beteiligung des Markes an der Saftleitung geprüft werden und zu diesem Zwecke machte Knight an einem Rebensproß einen Einschnitt von $^1/_2$ Zoll Länge und einer Linie Breite und zerstörte hier das Mark vollständig. „Der Trieb wuchs fast eben so gut fort, als die andern, deren Mark unbeschädigt geblieben war, und die Wunde heilte bald." Nach einem andern ähnlichen Versuch ist unser Autor „völlig überzeugt, daß das Mark zur Fortbewegung des Saftes nicht nothwendig sei," aber er wünscht zu sehen, „ob Holz und Blatt ihre Aufgabe erfüllen können, wenn sie zugleich der Rinde und des Markes beraubt sind. In dieser Absicht machte ich zwei Ringschnitte durch die Rinde über und unter einem Blatt und entfernte die ganze Rinde zwischen ihnen mit Ausnahme einer schmalen Stelle rings um die Basis des Blattes. Indem ich dann das Holz da, wo ich meine beiden Einschnitte in die Rinde gemacht hatte, durchbohrte, zerstörte ich das Mark an beiden Stellen wie bei den früheren Versuchen. Das Blatt indessen blieb frisch und kräftig und es bildete sich eine dünne Lage von neuem Holz um seine Basis soweit als die Rinde übrig gelassen worden war".

Wir sehen hier also insofern einen Fortschritt, als Knight zu der Rindenringelung noch die Entfernung des Markes fügt, um sich zu überzeugen, daß das Wasser nur im Holze geleitet wird. Er untersucht auch, welches die Ursache des Saftsteigens sei. „Die Gewalt, mit der, wie Hales bewiesen, der Saft aufsteiget, macht es unmöglich, hierbei an eine bloße capillare Attraction zu denken." Auch die Temperatur ist keine direkte, sondern höchstens eine entfernte Ursache. „Die unmittelbare Ursache aber ist in einer inneren bewegenden Kraft, die vom Pflanzenleben unzertrennlich ist, zu suchen und ich hoffe, ein Mittel angeben zu können, wodurch die erforderliche mechanische Gewalt wahrscheinlicherweise ausgeübt wird." Aus verschiedenen Umständen nun wird geschlossen, daß die Markstrahlen, wenn sie sich bei verschiedener Temperatur ausdehnen und zusammenziehen, den in den Gefäßen enthaltenen Saft gegen die Spitzen der Zweige forttreiben. Hier haben wir also eine neue, wenn auch verfehlte Theorie des Saftsteigens: wenn in ihr die Markstrahlen als die bewegenden Kräfte angesehen werden, so werden wir dadurch, natürlich nur ganz oberflächlich an die von Godlewski aufgestellte Theorie erinnert. Wir wollen Knights Untersuchungen nicht verlassen, ohne zu erwähnen, daß er bereits wußte, daß der Saft nur im Splintholz aufsteigt und daß dies um so besser dazu dienen kann, als sich seine Gefäße von den Spitzen der Zweige bis zu den Enden der Wurzeln erstrecken. Die oben erwähnten Zentralgefäße fangen erst im jährigen Triebe und am Grunde der Knospen an zu wirken. Ein ganz kurzes Resumé

seines hier besprochenen Aufsatzes gibt der Autor selbst in dem folgenden Aufsatz über den absteigenden Saft (Philosoph. Transactions 1803) mit den Worten: „Ich hatte aus den Ergebnissen den Schluß gezogen, daß der Saft, nachdem er von der Wurzelrinde aufgesogen ist, durch den Splint oder das weiße Holz der Wurzel, des Stammes und der Zweige aufwärts steigt und, indem er durch die sogenannten Centralgefäße fortgeleitet wird, in die saftigen Theile des jungen Sprosses, des Blattstieles und des Blattes eintritt".

Hier sehen wir also trotz des mangelhaften anatomischen Verständnisses einen Standpunkt erreicht, von dem die neuesten physiologischen Untersuchungen ausgehen könnten, und wir sehen den Ringelungsversuch richtig gedeutet, sodaß spätere Schriftsteller gar nicht angeführt zu werden brauchten, wenn sich nicht bei einigen derselben wieder ein Rückschritt zeigte und wenn es nicht zur Vervollständigung der Geschichte des Ringelungsversuches gehörte: so mögen wenigstens die Angaben einiger bedeutender Physiologen über diesen Punkt hier noch Platz finden.

Wenn ich soeben von einem Rückschritt sprach, so denke ich besonders an Schleiden und Schacht. Der erstere hat sich die höchst sonderbare Theorie zurecht gelegt, daß der Saft eigentlich überall gleichmäßig von Zelle zu Zelle auf endosmotischem Wege ströme und daß infolge dieses beständigen Stromes sich gewisse Reihen von Zellen in Gefäße umwandeln.[1]) Warum an den Stellen, wo später Gefäße entstehen, schon vorher der Saftstrom stärker sein soll, als an anderen Stellen, das sagt er uns freilich nicht. Nun sollen aber die entstehenden Kanäle gar nicht der Saftleitung dienen, sondern sich mit Luft füllen. Bei einer solchen Anschauung hat die Frage nach der wirklichen Bahn des Wassers in der Pflanze wenig Interesse für ihn. Er erwähnt zwar den Ringelungsversuch, aber nur um ihm eine Beweiskraft für das Vorhandensein eines absteigenden Saftstromes abzusprechen.

Schacht läßt sich in seinem Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse (1. Teil 1856, S. 403) folgendermaßen vernehmen: „Das eine Gewebe kann auch vielleicht, bei Störung in einem anderen, dieses vertreten; die beim Ringeln der Zweige unterbrochene Rinden- und Cambium-Verbindung kann vielleicht durch die Markstrahlen oder durch das Markparenchym ersetzt werden". Darauf aber bekommen wir folgendes zu hören: „Alle Stämme, welche man ringelt, vergehen alsbald; eine Eiche, deren Stamm in seinem Umkreis entrindet wird, stirbt ohne Rettung: der geringelte Zweig würde vielleicht auch sterben, wenn sein Mark nicht Saft führte, wenn seine Markstrahlen nicht eine Verbindung mit der Rinde unterhalten könnten". Abgesehen von der Unverständlichkeit des Schlußsatzes scheint hier also das Gegenteil von dem behauptet zu werden, was bisher alle Physiologen bei der

[1]) Grundzüge der wissenschaftl. Botanik. (4. Auflage 1861.) S. 625 § 203. Weiter unten, S. 632, wird „der Zauberring (das Ringeln der Obstbäume)" erwähnt. Die Theorie über die Entstehung der Gefäße durch den Saftstrom finden wir in Kürze dargestellt in der Physiologie der Pflanzen und Tiere (Braunschweig 1850) S. 115.

Anstellung des Ringelungsversuches beobachtet haben, und was Jedermann in jedem Sommer dabei beobachten kann; freilich, wenn man einen Stamm seine ganze Rinde nimmt und sein Holz bloß liegen läßt, wird er bald zu Grunde gehen, aber da man das doch nicht unter Ringelung versteht, so ist es zum mindesten unklar, was der Autor gemeint hat, und ist eine derartige Darstellung als ein Rückschritt anzusehen.

Dagegen stimmen nun die jetzt noch kurz anzuführenden Physiologen mit dem überein, was Knight und seine Vorgänger über den Ringelungsversuch und die Bahn des Saftes ermittelt hatten. Zunächst spricht es mit klaren Worten aus Kurt Sprengel in seinem Lehrbuch: Von dem Baue und der Natur der Gewächse (Halle 1812 S. 463): „In geschälten Bäumen, wo der Gang der Natur unterbrochen und kein Bildungssaft bereitet wird, steigt doch der Saft im Holzkörper und zwar in der Mitte desselben auf, der Umkreis bleibt trocken". In demselben Jahre, wie Sprengels Buch sind Moldenhauers „Beyträge zur Anatomie der Pflanzen" erschienen (Kiel 1812) und hier heißt es (S. 323): „Das im Frühjahr rund umher abgeschälte nackte Holz ernährt oft bis zum Herbst den Stamm mit allen seinen Zweigen und würde ihn noch länger ernähren, wenn nicht das Organ entfernt wäre, welches die Erzeugung neuer Gefäße bewirkt, die nur für die Dauer eines Jahres berechnet sind". Eine für ihre Zeit recht gute Darstellung der Saftbewegung gibt Treviranus in seiner „Biologie oder Philosophie der lebenden Natur für Naturforscher und Aerzte" (4. Bd. Göttingen 1814, S. 46—68). Er sucht nachzuweisen, daß der Saft sich in den Räumen der Holzgefäße aufwärts bewegt und weist darauf hin, daß nur durch diese Annahme die Menge und Geschwindigkeit der Wasserbewegung erklärt werden kann. Das Ergebnis des Ringelungsversuchs verwertet er in ganz richtigem Sinne, indem er S. 53 sagt: „Aus H. D. Moldenhauers Erfahrungen ergibt sich auch, daß die in den großen Gefäßen eingesogene Flüssigkeit wirklich zur Ernährung der Pflanze dient, indem ein Zweig, an dessen unterem Ende man alles Zellgewebe bis auf die Bündel der großen Gefäße weggenommen hat und wovon man bloß diese in Wasser taucht, allein durch diese eine Zeitlang frisch erhalten wird". Ferner sagt er S. 63: „Hingegen kann man rings um einen blätterreichen Ast die Rinde und einen beträchtlichen Theil des Holzes wegschneiden; der Ast fährt fort in allen Theilen zu grünen, wenn nur eine Lage von Holz um das Mark übriggeblieben ist". Offenbar haben also bei diesem Versuch solche Bäume gedient, die kein Kernholz ausbilden, also auch in den älteren Jahresringen Wasser leiten.

A. P. De Candolle sucht in seiner Pflanzenphysiologie (1832, deutsche Übersetzung von Joh. Röper, Stuttgart und Tübingen 1833, 1. Band, S. 66) den Weg des aufsteigenden Nahrungssaftes im Holze durch die mit farbigen Lösungen erhaltenen Resultate nachzuweisen, macht aber auch auf den Versuch von Hales mit Zweigen des Apfelbaums, denen man gegen ihr unteres Ende die Rinde genommen hat und die das Wasser ebenso gut einsaugen als solche, denen man die Rinde gelassen hat, aufmerksam. Den

„unter dem Namen Rinden-Zirkelschnitt (section annulaire de l'ecorce) bekannten Hauptversuch" bespricht er im Kapitel über den absteigenden Saft (S. 121), wo er sagt, daß auf ihn „Duhamel und in neuerer Zeit Du Petit-Thouars, Beauvois, Knight und andere ihre Aufmerksamkeit vorzüglich gerichtet haben".

Als die letzten möchte ich nun noch Meyen, Mohl und Sachs zitieren, die sich in gleichem Sinne und mit gleich klaren Worten aussprechen. Meyen sagt (Neues System der Pflanzenphysiologie, 2. Band, 1838, S. 47): „Bei den vollkommensten Pflanzen, wo Rinde und Holzkörper getrennt auftreten, da zieht sich der rohe Nahrungssaft von den Wurzeln bis zu den entferntesten Theilen nur durch den Holzkörper; denn entrindet man einen Baum und schüzt den entrindeten Holzkörper desselben gegen Trockenheit durch zu starke Verdunstung, so kann der Baum mehrere Jahre lang fortleben". Auf H. v. Mohl beruft sich auch Sachs, dem eine andere Ausgabe der zitierten Schrift vorgelegen haben muß.[1]) Ich benutze „Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle" (Aus Rud. Wagners Handwörterbuche der Physiologie besonders abgedruckt, Braunschweig 1851) und finde daselbst S. 72 folgende Stelle: „Hier (d. h. bei den Phanerogamen) kennen wir wenigstens bei den Dicotylen den Weg, welchen der Saft beschreibt, etwas genauer. Wenige einfache Experimente lassen über denselben keinen Zweifel übrig. Die wässerigen Flüssigkeiten werden, wie wir gesehen haben, von den oberflächlich gelegenen Zellen der Wurzelrinde aufgenommen, sie fließen dagegen nicht in der Rinde weiter, sondern treten schon in den kleinen Wurzeln in das Holz über und steigen in diesem durch den Stamm und die Aeste in die Höhe. Der Beweis hierfür liegt in zwei Thatsachen: Schneidet man die Rinde einer Pflanze, am besten eines Baumes, ringförmig bis auf das Holz durch, so leidet die Zuführung der Säfte zu den über der Wunde gelegenen Theilen der Pflanze keine Unterbrechung, schneidet man dagegen mit möglichster Schonung der Rinde das Holz quer durch, so vertrocknet der oberhalb der Wunde gelegene Theil der Pflanze sogleich".

Sachs behandelt den Gegenstand in seinem Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen, das bekanntlich als 4. Band des großen Hofmeister'schen Handbuches (Leipzig 1865) erschienen ist, und zwar sagt er S. 211: „Die Beweise dafür, daß der Holzkörper das leitende Organ für die Wasserströmung ist, sind durchaus schlagend und erschöpfend: 1. Die Unterbrechung aller Gewebe (Rinde und Mark) an einem mit kompaktem Holzkörper versehenen Stamm an irgend einer Stelle, legt dem aufsteigenden Saftstrom kein Hinderniß in den Weg, der Transpirationsverlust der Blätter wird, wenn unterhalb der Unterbrechungsstelle aller übrigen Gewebe dem Stamme Wasser zugeführt wird (durch Wurzeln, durch Stammquerschnitt in Wasser), vollkommen gedeckt; dagegen wird durch Unterbrechung der Continuität des Holzkörpers mit Schonung aller übrigen Gewebe der Wasserstrom unterbrochen, die transpirirenden Blätter oberhalb der Unter-

---

[1]) Sachs zitiert nämlich „S. 253" und meine Ausgabe hat nur 152 Seiten.

brechung vertrocknen aus Mangel an Ersatz für ihren Verdunstungsverlust." Die beiden anderen angeführten Beweise gehen uns hier nichts an. In der weiteren Ausführung des Gegenstandes bemerkt er noch (S. 214), daß an der Funktion des Holzkörpers als eines wasserleitenden Organes nicht mehr zu zweifeln ist: „Die Sache ist durch die Arbeiten von Hales und Duhamel vollständig erledigt". Damit sind wir zu unserm Ausgangspunkt gekommen, indem wir wieder auf die Behauptung stoßen, daß Hales den Ringelungsversuch in derselben Weise wie Sachs gedeutet habe. Daß Hales das nicht getan hat, glaube ich durch Anführung seiner Worte nachgewiesen zu haben, die folgende Darstellung aber zeigt, wie sich allmählich die richtige Auffassung des Ringelungsversuches, dessen erste Anwendung wir Malpighi zuschreiben müssen, Bahn gebrochen hat.[1]) Weiter auf die moderne Literatur einzugehen halte ich nicht für nötig, da ich in dieser Hinsicht auf die oben zitierten Werke von Strasburger und Jost verweisen kann.[2]) Ich möchte deshalb zum Schluß nur noch auf eine interessante praktische Anwendung der Ringelung aufmerksam machen, die F. Garbnay in einem Vortrag vor der ungarischen naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Budapest am 9. April 1902 behandelt hat.[3]) Im Marmaroser Komitat nahe der galizischen Grenze versucht man die Buchenwälder in Fichtenwälder umzuwandeln und zu diesem Zwecke die Buchenbäume zu töten, „was mit geringem Aufwand durch regelrecht ins Werk gesetzte Ringelung der Baumstämme geschieht. Es hat sich gezeigt, daß dabei der Schnitt bloß durch das Cambium dringen darf, ohne das Splintholz zu verletzen. Dadurch wird nämlich die Aufsteigung des Saftstromes im Baum nicht behindert, aber der Stamm stirbt langsam unterhalb des Schnittringes infolge Nahrungsmangels bald ab und der ganze Baum geht zugrunde, wogegen im entgegengesetzten Falle, wenn nämlich auch das Splintholz durchschnitten wird, der Baum bloß vom Schnittring aufwärts rasch abstirbt, im untern Teil dagegen die Adventivknospen einen starken Saftzufluß erhalten und kräftig austreiben". Warum man diese Methode anwendet anstatt die zu entfernenden Buchenbäume einfach zu fällen, wird leider nicht gesagt.

---

[1]) Daß beim Austreiben der Bäume auch ein Aufsteigen des Nahrungssaftes in der Rinde stattfindet, hat Leclerc du Sablon in neuester Zeit durch seine Ringelungsversuche nachgewiesen, indem er fand, daß bei im Anfang Februar geringelten, 3—4jährigen Bäumen die Reservestoffe aus der Wurzel nicht in gleichem Maße in den Stamm übergehen wie bei den nicht geringelten Kontrollpflanzen. (Compt. rend. de l'Acad. de Paris 1905, I. S. 1553—1555.)

[2]) In diesem Sommer habe ich zwei Ringelungsversuche gemacht und zwar an einem 2jährigen Ast von *Caragana Altagana* und an einem 3jährigen Ast von *Cytisus Adami*; bei beiden wurde am 29. Juni ein Rindenring von ca. 2 cm Breite herausgeschnitten und die Wundstelle gut mit Staniol umwickelt. Am 7. September wurden die Äste abgeschnitten, um in der Vorlesung zu zeigen, daß ihre über der Ringelungsstelle befindlichen Blätter noch vollständig frisch waren. Bei *Caragana* hatte sich am oberen Schnittrand ein starker Callus gebildet, bei *Cytisus* war der Callus weniger stark.

[3]) Vgl. Mathematische und naturwissenschaftliche Berichte aus Ungarn. 20. Band, 1902 (Leipzig 1905) S. 357.

Über die Gametenbildung bei *Bryopsis.*

Von

Hans Freund,

Halle a. S.

Untersuchungen, welche über die Physiologie der Fortpflanzung für Meeresalgen ähnliche Ziele verfolgen, wie sie Klebs in seinem bekannten Werk für einige Pilze und Süßwasser bewohnende Algen erreicht hat, liegen für Meeresalgen fast gar nicht vor. Es mag daher gestattet sein, die nachfolgenden Beobachtungen über die Gametenbildung von *Bryopsis,* trotz der nur bescheidenen Resultate, die sich dabei erzielen ließen, der Öffentlichkeit zu übergeben.

Die Untersuchungen wurden im Frühjahr 1905 an der „Zoologischen Station des Berliner Aquariums" zu Rovigno angestellt. Ich gestatte mir, der hohen philosophischen Fakultät der Universität Halle für das mir überwiesene Reisestipendium, sowie der Direktion des Berliner Aquariums für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes hierdurch ergebenst zu danken. —

Herr Dr. Küster lenkte meine Aufmerksamkeit auf die Gametenbildung von *Bryopsis plumula* und *muscosa,* von der sich hatte feststellen lassen, daß sie durch geeignete Kombination der Kulturbedingungen sich schnell und sicher herbeiführen läßt. Meine Bemühungen waren darauf gerichtet, die Bedingungen, welche zur Gametenbildung führen, näher zu ermitteln. Hierüber sowie über einige morphologische Punkte will ich nachfolgend in Kürze Bericht erstatten.

Über die Gametenbildung von *Bryopsis* im allgemeinen verweise ich auf das Algenwerk von Oltmanns, in dem sich der Autor über den uns interessierenden Punkt folgendermaßen äußert:[1]) „Eine ungeschlechtliche Fortpflanzung ist bei den Bryopsideen kaum bekannt, umso reichlicher setzt die geschlechtliche — im Mittelmeer gewöhnlich in den Frühlingsmonaten (Februar—April) — ein. Schon Thuret fand die größeren weiblichen, Pringsheim später die kleinen männlichen Gameten. Ihre Kopulation freilich fand zuerst Berthold im Jahre 1880 und ohne von seinen (nicht publizierten) Beobachtungen Kenntnis zu haben, verfolgte ich den Prozeß im Jahre 1896.

---

[1]) Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I. S. 304—306.

Die Gameten sind spitz birnförmig, sie besitzen 2 Wimpern; die weiblichen, ca. 3fach so groß als die männlichen, führen am Hinterende ein ziemlich großes Chromatophor mit einem Pyrenoid, während die männlichen nur einen ganz kleinen, gelblichen Chloroplasten besitzen.

In feuchten Kammern, in welche je ein männliches und ein weibliches Exemplar von *Bryopsis plumosa* eingebracht war, beobachtete ich den Austritt der Gameten bei Tagesgrauen (etwa um 5 Uhr). Die Weibchen waren allein mäßig lebhaft,[1]) sobald aber auch männliche Schwärmer frei geworden waren, begann eine wilde Bewegung. Diese wurde aber bei vielen Weibchen bald wieder etwas gehemmt, weil ihnen helle Körperchen — die männlichen Gameten — anhafteten. .... Berthold konnte das Ausschlüpfen der Gameten durch Verdunkelung auf eine spätere Tageszeit verlegen; er sah die Kopulation, wenn er die anfänglich getrennten männlichen und weiblichen Schwärmer mit einer Pinzette in irgend einem Gefäß vereinigte .... Die Gameten entstehen bei *Bryopsis* in den als Kurztriebe ausgebildeten Fiederästen. Der Prozeß beginnt an den relativen Hauptästen unten und schreitet gegen die Spitze vor. Es reifen meistens mehrere Fiederpaare gleichzeitig, dann folgt eine Pause von einigen Tagen, worauf wieder eine ähnliche Zahl von Gametangien entleert wird. In dieser Weise werden dann im Laufe des Frühlings fast alle Kurztriebe verbraucht". In meinen Untersuchungen handelte es sich zunächst darum, festzustellen, ob alle oder wenigstens die untersten Fäden eines *Bryopsis*pflänzchens durch künstliche Bedingungen zur Bildung von Gameten sich bringen lassen. Meine Versuche wurden, wie bereits gesagt, im Frühjahr angestellt — also zu einer Zeit, die ohnedies der Gametenbildung von *Bryopsis* günstig ist.

Nach den Erfahrungen, die Klebs und andere Autoren an Süßwasseralgen gesammelt haben, schien es zunächst vorteilhaft, die Wirkung einer abnormalen Wasseraufnahme seitens der Zellen zu prüfen. Die *Bryopsis*pflänzchen wurden zu diesem Zweck in hypotonische Lösungen gebracht: Meerwasser und süßes Leitungswasser wurden im Verhältnis 2:1, 3:1 usf. bis 8:1 gemischt. Es ergab sich, daß durch diese einfache Versuchsanstellung in der Tat Gametenbildung angeregt werden kann. Nur bei einer Verdünnung von 1:1 ist es nicht mehr möglich, Gametenbildung zu erzielen, da die Pflanze durch diese starke Verdünnung getötet wird.

Zweitens wurde geprüft, wie hypertonische Lösungen auf dieselben Objekte einwirken. Von *Vaucheria* beispielsweise ist bekannt, daß durch Wasserentziehung hinsichtlich der Zoosporenbildung ähnliche Effekte erzielt werden können wie bei der Wasseraufnahme der Zelle. Ähnliches gilt auch für *Bryopsis*. Erhöht man die Konzentration der Kulturflüssigkeit dadurch, daß man wechselnde

---

[1]) Alle hier zitierten Beobachtungen Oltmanns, soweit ich sie nachzuprüfen Gelegenheit hatte, kann ich nur bestätigen. Nur möchte ich bemerken, daß ich bei Untersuchung meines Rovigneser Materials in der Lebhaftigkeit der männlichen und der weiblichen Schwärmer keinen nennenswerten Unterschied beobachten konnte.

Mengen von Chlornatrium in ihr zur Lösung bringt, so tritt ebenfalls Gametenbildung ein. Schon in Meerwasser, das nur $^1/_8$ % NaCl. enthielt, besonders aber in Meerwasser mit $^1/_2$ % und 1 % NaCl. wurde alsbald die Bildung der Gameten beobachtet. Eine allzu starke Konzentration wirkt natürlich nicht mehr Gameten bildend, sondern tötet. Dabei ist es gleichgültig, ob die Erhöhung der Konzentration durch NaCl oder andere Substanzen erzielt wird. Auch in Meerwasser, in dem Chlorkalium, Chlormagnesium oder Zucker gelöst war, trat Gametenbildung ein. Auch der Zusatz von 1 % Alkohol erwies sich für die Gametenbildung sehr günstig, während mit Glycerin keine Resultate erzielt wurden.

Die Reaktion auf den die Gametenbildung auslösenden Reiz erfolgte im allgemeinen sehr pünktlich nach 2 Tagen. Wurden die Pflanzen am Abend eingelegt, so waren die Schwärmer am Morgen des übernächsten Tages in lebhafter Bewegung wahrnehmbar. Auch dem Einfluß von Licht und Dunkelheit gegenüber verhält sich *Bryopsis* ähnlich wie *Vaucheria.* Das Versetzen aus Licht in Dunkelheit ist auch für *Bryopsis* ein sehr gutes Mittel zur Auslösung der Gametenbildung. In Kulturen, die Tag und Nacht im Dunkeln gehalten wurden, trat mit großer Sicherheit in derselben Zeit wie bei den oben geschilderten Versuchen Gametenbildung ein, während gleichartige Exemplare vom gleichen Standort, welche unter sonst gleichen Bedingungen am Tageslicht gehalten wurden, steril blieben. Die direkte Einwirkung von Sonnenlicht — $^1/_2$ bis 2 Stunden lang — ergab keine Resultate hinsichtlich der Gametenbildung. Das Chlorophyll der *Bryopsis* wird durch Licht außerordentlich leicht zerstört und die Pflanze unter Umständen völlig farblos. —

Die Versuche mit hypo- und hypertonischen Lösungen dürften insofern einige Beachtung verdienen, als meines Wissens bisher erst bei wenigen Algen es durch so einfache Variationen der Kulturbedingungen in gerade entgegengesetztem Sinne — Herabsetzung und Erhöhung der Konzentration — gelungen ist, gleichartige formative Effekte auszulösen.

Klebs hat hervorgehoben, daß *Vaucheria repens* sowohl bei Herabsetzung wie bei Erhöhung der Konzentrationen Zoosporen bildet und auch bei *V. clavata* ließen sich vergleichbare Resultate erzielen.[1]) Für *V. repens* wurde ferner festgestellt, daß die Objekte bei Behandlung mit verschieden konzentrierten Nährlösungen andern Faktoren gegenüber sich ungleich verhalten. Bei Verminderung der Konzentration wirkt das Licht der Zoosporenbildung eher entgegen, während es im anderen Falle notwendig ist. Ob auch bei *Bryopsis* ähnliche Verhältnisse vorliegen und die Objekte in hypo- und hypertonischen Lösungen von irgend welchen anderen äußeren Faktoren in ungleichem Sinne beeinflußt werden, wurde leider nicht festgestellt. — Hervorgehoben sei an dieser Stelle, daß bei allen meinen Versuchen durch Variation der äußeren Bedingungen immer nur die untersten „reifsten" Gametangien sich zur Umwandlung

---

[1]) cf. Klebs, Über Probleme der Entwicklung. (Biol. Centralbl. XXIV. 1904. S. 482.)

bringen ließen, während die oberen, die ebenfalls schon durch eine Querwand vom Hauptast abgetrennt waren, stets unverändert blieben. Die von mir angewandten äußeren Bedingungen sind also nur wirksam, wenn eine bestimmte Kombination der inneren vorliegt.

Noch einige Worte möchte ich sagen über die Erscheinungen, welche der eigentlichen Gametenbildung vorausgehen. Wie es schon Thuret für *Bryopsis* beschreibt und wie es auch für viele andere Algen bekannt ist, geht der eigentlichen Gametenbildung ein vorbereitendes Stadium voraus, bei welchem das Protoplasma sich zu einer eigentümlichen netzförmigen Struktur zusammenzieht. Häufig, doch nicht regelmäßig findet dabei eine rosarote Verfärbung des Zellinhalts statt.

„Die Vakuole der männlichen Gametangien enthält, wenn auch nicht immer, so doch meistens einen roten Farbstoff (Phycoerythrin)". Diese Angabe Oltmanns[1]) kann ich noch dahin ergänzen, daß dieselbe rötliche Verfärbung gelegentlich auch in weiblichen Gametangien auftritt.

Es lag die Frage nahe, ob auch der Übergang von diesen vorbereitenden Stadien zur Gametenbildung durch künstliche Bedingungen sich würde beschleunigen lassen. Diese Annahme erwies sich insofern als falsch, als weder hypo- noch hypertonische Lösungen solche *Bryopsis*pflanzen, die bereits mit typisch umgebildeten Seitenfiedern im Meere gefunden wurden, zu einer beschleunigten Gametenbildung veranlassen konnten. Im Gegenteil wirkten in diesem Falle die Lösungen verzögernd auf die Gametenbildung ein.

Bei den hier angeführten physiologischen Untersuchungen lenkte ich meine Aufmerksamkeit auch auf einige morphologische Fragen. Die Gameten bilden sich bekanntlich in den Seitenästen, die als Kurztriebe ihr Längenwachstum früh einstellen und ihr Lumen von dem des Hauptastes durch eine Querwand abtrennen. Erst die Entwicklung, welche die isolierten Seitenäste durchmachen, scheint ihr Plasma zum Zerfall und zur Gametenbildung geeignet zu machen. Gleichwohl scheint es nicht ausgeschlossen, daß auch der Hauptast nach Bildung isolierter Seitenäste zur Produktion von Gameten befähigt sei und diese durch geeignete Kulturbedingungen auch in ihm sich anregen lasse. Die oben angeführten Bedingungskombinationen sind dazu jedenfalls nicht tauglich; immerhin möchte ich erwähnen, daß ich auch einige Male den Fall fand, daß Hauptast und Nebenäste zusammen Gameten gebildet hatten. Allerdings waren dies nicht Hauptäste erster Ordnung, sondern Seitenzweige vom primären Hauptaste, die selbst schon wieder Seitenzweige gebildet hatten.

Daß die Umwandlung der Seitenäste in akropetaler Richtung erfolgt, geht schon aus dem Zitat hervor, das wir dem Oltmannsschen Werke entnommen haben. Es sei erwähnt, daß gelegentlich auch Ausnahmen von der Regel vorkommen können, daß die untersten Seitenäste noch vegetativ sein können, während weiter nach der Spitze zu stehende Seitenfiedern bereits Gameten gebildet haben.

---

[1]) aaO. S. 307.

Auch der Fall wurde beobachtet, daß vegetative Seitenfäden mit solchen, die bereits Gameten gebildet hatten, abwechselten.

Was die Umwandlung eines einzelnen Seitenastes betrifft, so ist vor allem zu bemerken, daß nicht in allen seinen Teilen die Gameten gleichzeitig auftreten; vielmehr läßt sich deutlich konstatieren, daß bestimmte Teile der Zelle in der Entwicklung vorauseilen, andere erst nachfolgen, wie es Klebs schon für Protosiphon dargetan hat. In sehr vielen Fällen sah ich an der Spitze des Astes bereits lebhaft bewegliche Schwärmer, während am anderen Ende der Zellinhalt noch in Ruhe verharrte und erst später in Schwärmer zerfiel — und umgekehrt. Leider gelang es nicht, Bedingungen zu finden, unter welchen die Gametenbildung ständig am apikalen oder stets am basalen Pole begonnen hätte. Interessant ist es, daß in dem nämlichen Aste ein Teil des Inhalts zu lebhaft beweglichen Schwärmern sich umbilden kann, während der andere völlig unverändert bleiben kann. So sah ich einmal, daß in einem Faden der eine Teil bereits in Gameten zerfallen war und daß der andere vegetativ blieb und auch später nicht noch zur Gametenbildung kam; nach einiger Zeit schloß sich das Protoplasma des vegetativen Teiles zusammen.[1]) Ähnliche Beobachtungen stellte Klebs bei *Protosiphon* an.[2]) Vermutlich werden sich solche Erscheinungen überall da finden lassen, wo es sich um so große Zellen handelt, wie bei den genannten Algen, sodaß die von Kuckuck für *Valonia* beschriebene Erscheinung, daß ein Teil der Pflanze vegetativ bleibt, nachdem der andere Teil zu Schwärmern zerfallen ist, kaum als Phänomen sui generis aufzufassen sein dürfte.[3])

Das Austreten der Gameten aus den Gamentangien erfolgte in meinen Kulturen verhältnismäßig selten. Wohl fand ich an manchen Exemplaren eine Reihe entleerter Fäden, aber in den meisten Fällen traten doch die Sporen nicht aus, sondern kamen in den Gametangien selbst zur Ruhe.

Versuche, die großen Schwärmer zur parthenogenetischen Entwicklung durch Kultur in Lösungen von erhöhter Konzentration zu bringen, ergaben kein positives Resultat. Die Schwärmer kamen zur Ruhe und lebten nur noch wenige Tage (3—4) ohne sich weiter zu verändern.

Einige Zählungen, die ich anstellte, ergaben, daß männliche und weibliche Pflanzen, ungefähr gleich verbreitet zu sein scheinen. Von 94 Pflanzen die in meinen Versuchen zur Schwärmerbildung kamen, enthielten 54 männliche und 40 weibliche Schwärmer.

---

[1]) Es scheint nicht ausgeschlossen, daß auch die vegetativ gebliebenen Reste der Zellen noch zur Zoosporenbildung kommen können. Daß auch Zellenreste noch fähig sind Gameten zu bilden, geht aus zahlreichen Versuchen hervor, bei welchen ich kurze verheilte Zellenstummel ebenso wie unverletzte Seitenäste zur Gametenbildung kommen sah.

[2]) Bedingungen der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. 1896. S. 196.

[3]) Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. XX. 1902. S. 355.

Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zelle.

(I. Vorläufige Mitteilung.)

Von

Dr. **W. W. Lepeschkin**

St. Petersburg, Technolog. Institut, Botan. Laboratorium.

Einleitung.

Da ich in einer später zu publizierenden Abhandlung eine ausführliche kritische Besprechung der vorhandenen Wachstumstheorien der pflanzlichen Zelle zu bringen beabsichtige, möchte ich hier nur eine skizzenhafte Darlegung der Prinzipien dieser Theorien anführen. Da die pflanzliche Zelle gewöhnlich das ganze Leben hindurch in einer festen Haut eingekapselt ist, so laufen natürlich auch alle die Wachstumstheorien zunächst noch immer auf die Theorien des Zellwandwachstums hinaus. Die Vorgänge, die sich im Innern des Protoplasmas abspielen und zur Vermehrung der lebendigen Substanz bestimmt sind, blieben bis jetzt nur morphologisch und auch nach dieser Seite hin selbstverständlich nicht bis zur völligen Klarheit untersucht.

Über den Mechanismus des Zellhautwachstums werden bekanntlich zweierlei Hypothesen ausgesprochen. Entweder soll die Kraft für die Flächenvergrößerung durch den Turgor oder durch die Einlagerung von festen resp. flüssigen Stoffen in die Zellwand geliefert werden. Während die letztere Wachstumsart an Polenkörnern[1]) und einigen Algenarten (*Gloeocapsa* u. dergl.)[2]) mit Sicherheit bewiesen wurde, konnte die erstere mit Ausnahme von *Oedogonium* in keinem Falle einleuchtend festgestellt werden. Es wurde nämlich niemals gefunden, daß die Zellwände bis zur Elastizitätsgrenze gespannt sind, um durch den Turgordruck plastisch gedehnt werden zu können.[3])
Ich unterlasse es, hier auf die Besprechung der Möglichkeit des Zellwandwachstums ohne eine Dehnung bis zur Elastizitätsgrenze einzugehen, möchte aber darauf aufmerksam machen, daß die wachsenden Regionen der höheren Pflanzen und die Thallophyten in Bezug auf die Wandspannung kritisch und experimentell noch nicht in genügender Weise geprüft wurden.

---

[1]) Straßburger, Jahrb. f. wiss. Botan. 1898. S. 590.
[2]) Correns, Flora. 1889. S. 298.
[3]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Bd. II. 1901. S. 31.

In der vorliegenden Mitteilung möchte ich nun über meine Versuche, die sich zunächst auf *Spirogyra* beziehen und die erwähnte Frage zu beantworten bestimmt sind, berichten.

Methodisches.

Da die *Spirogyra*-Zellen nur eine dünne Wandschicht des Protoplasmas enthalten, kann der innere Druck in denselben als osmotischer Druck, welcher der Konzentration des Saftes und der Außenlösung entspricht, aufgefaßt werden. Dieser Druck kann begreiflicherweise durch Variation der Außenkonzentration geändert und ziemlich genau berechnet werden. Wenn wir nun die Dimensionen der Zellen bei völliger Entspannung der Wände (also bei der Plasmolyse) und nachher bei einer gewissen kleineren Konzentration der Außenlösung bestimmen, würden wir auch die absolute und relative Dehnung der Zellwände, die dem für diese Konzentration berechneten inneren Drucke entspricht, erhalten können.

Beobachten wir die Plasmolyse einer *Spirogyra*-Zelle unter dem Mikroskope, so bemerken wir, daß, während sich die Länge der Zelle allmählich verkleinert, die Zellenbreite unverändert bleibt und manchmal sogar etwas zunimmt. Im letztern Falle sind die Zellen nach der Plasmolyse etwas faßförmig angeschwollen.

Unter der Einwirkung des inneren Druckes werden also die Zellen der untersuchten Alge nur in der Längsrichtung gedehnt. Ohne auf die Ursache der erwähnten Erscheinung einzugehen, mache ich hier darauf aufmerksam, daß wir nur die Zellenlänge abzumessen brauchen, um die Größe der Dehnung der Wände abschätzen zu können.

Um eine größere Genauigkeit der Messung der Zellenwände zu erreichen und auch individuelle Variationen auszuschließen, wurden in meinen Versuchen nicht einzelne Zellen, sondern ganze Zellenfäden gemessen. Einige Tage vor dem Versuche wurden die *Spirogyra*-Fäden stets in Stücke von der Länge 6—9 mm geschnitten. Die durchgeschnittenen Zellen waren gewöhnlich schon in einer Nacht von der übrigen Zellenreihe abgestoßen und die äußeren Querwände der Endzellen konvex geworden, so daß jetzt die einzelnen Stücke wie kleine intakte Fäden aussahen. Danach wurden die auf solche Weise erhaltenen Fäden mittelst eines kleinen Pinsels in einen Wassertropfen auf einen geteilten Objektträger gebracht und dort zwischen zwei festgeklebten (mit schwarzem Siegellack) parallelen Glashaaren eingesetzt. Der geringste Abstand der Haare war gewöhnlich nur etwas kleiner als die Dicke der *Spirogyra*-Fäden, so daß die letzteren zwischen dem Objektträger und den Glashaaren ganz zart gehalten und genau geradlinig gemacht wurden. Auf dem Objektträger waren in der ganzen Ausdehnung eines Zentimeters die Teilungen von $^1/_{75}$ cm aufgetragen, so daß die beiden Fadenspitzen genau markiert werden konnten. Die Messung fand in der Weise statt, daß man eine Fadenspitze und die zwei nächst anliegenden Teilungsstriche mittelst eines Zeichenokulars (Leitz) unter starker Vergrößerung abzeichnete und den Abstand der Spitze von den Strichen mit einem genauen Maßstabe bemaß. Aus den Zahlen,

die bei der Messung der beiden Fadenspitzen erhalten wurden, berechnete man alsdann die Länge des Fadens. Die Ätzfiguren der Striche erlaubten eine so genaue Einstellung des mikroskopischen Bildes auf die Zeichnung, daß sich die nacheinander folgenden Messungen der Fadenlänge nur um 0,005 der Teilung, d. h. um 0,012 mm unterschieden. (Der Zeichentisch und das Zeichenokular waren selbstverständlich ganz unbeweglich befestigt.) Auf die beschriebene Weise konnte also schon eine Änderung der Fadenlänge um 0,01 %—0,03 % bemerkt und die Längsdehnung der Zellenwände unter dem inneren Druck aufs genaueste ermittelt werden.

Wie Vorversuche zeigten, mußte bei der Ermittlung der Verkürzung der Fäden in Zuckerlösungen das Wachstum berücksichtigt werden. Dasselbe wurde während 2 Stunden vor dem Versuche an denselben Fäden beobachtet und konnte, da es gewöhnlich nur 12—24 μ pro Stunde betrug, nur einen kleinen Einfluß auf den ½—¾ Stunde dauernden Versuch haben.

Nachdem die Länge des intakten Fadens ermittelt war, wurde auf dem Objektträger das Wasser durch eine beliebige Zuckerlösung ersetzt (das Zusetzen und Entfernen der Lösung wurde mehrmals wiederholt). Um bei dieser Operation den Faden nicht von den ihn haltenden Glashaaren hinwegzuspülen, wurde derselbe gewöhnlich mit 4—5 senkrecht zu den letzteren gelegten Glashärchen befestigt. Alle Glashaare wurden mittelst Siegellack auf den Objektträger geklebt. Nach dem Ersetzen des Wassers durch eine Zuckerlösung wurde das Ganze mit einem Deckgläschen bedeckt und, um die Verdunstung an den Rändern zu vermeiden, mit Paraffin begossen. Der Faden blieb in der Zuckerlösung je nach der Konzentration derselben ½—1 Stunde, weil die Beobachtung zeigte, daß die Endfigur der Plasmolyse der *Spirogyra*-Zellen spätestens in ¾ Stunde erreicht wird. Nach dem Messen des Fadens wurde gewöhnlich das Deckgläschen und das Paraffin weggenommen und die Zuckerlösung durch die Lösung einer anderen Konzentration ersetzt. Diese Änderung der Konzentrationen wurde oft bis zu 10 mal (gewöhnlich 3—5 mal) vorgenommen. Danach wurde der Faden stets mit J + KJ getötet und nach der Kontraktion des Zellinhalts wieder gemessen.

Versuche.

Wenn die Länge des Fadens, der sich in einer Zuckerlösung von der Konzentration c befindet, L und diejenige des toten Fadens L_0 ist, so ist offenbar $\frac{L-L_0}{L_0}$ die relative Verlängerung des Fadens bei der Erhöhung des inneren Zellendrucks von o bis zu einem Drucke p, der die Differenz zwischen dem osmotischen Drucke des Zellsafts p_0 und demjenigen der Außenlösung P_c darstellt. Die Plasmolyse zeigte, daß die Konzentration des Zellsaftes bei der Entspannung der Wände einer 19,3 % Zuckerlösung isotonisch ist. (Die in einem gleichen Wachstumsstadium befindlichen Zellen der von mir untersuchten *Spirogyra*-Art wurden durch diese Lösung gleich stark plasmolysiert.) Weiter wurde gefunden, daß sich das Zellenvolum bei der Plasmolyse entsprechend der Längenabnahme

ungefähr um 4,1 % vermindert. Um die Konzentration des Zellsaftes bei einer beliebigen Außenkonzentration zu berechnen, muß man also die angeführte Saftkonzentration bei der Plasmolyse um so viel Prozente vermindern, als die Berechnung für die Volumenvergrößerung der Zellen bei dieser Außenkonzentration ergibt.

Die nachfolgende Tabelle ist auf Grund von mehreren Versuchen aufgestellt. Hier bedeuten c Außenkonzentration (in %), p_c osmot. Druck der Außenlösung, p derjenige des Zellsaftes bei dem entsprechenden Zellenvolumen, L die Länge des Zellenfadens bei der Konzentration c der Außenlösung, $\frac{L-L_0}{L_0}$ die relative Verlängerung des Fadens bei dieser Konzentration. Die Versuche wurden bei 18° C ausgeführt.

Tabelle I.

c Zuckerkonzentr. in %	p_c in Atm.	p in Atm.	$p-p_c$	$\frac{L-L_0}{L_0}$	Die Erhöhung von $\frac{L-L_0}{L_0}$ bei der Vergrößerung des inneren Zellendrucks um 1 Atm.
19,3	13.3	13.3	0	0	0.0053
16,8	11,6	13.2	1,6	0,0085	0,0056
14	9.6	13	3,4	0,0187	0,0054
12,2	8.4	13	4,6	0,0252	0,0052
10,7	7,4	12.9	5,5	0,0299	0,0035
9.2	6,4	12,9	6.5	0,0344	0.0021
7,7	5,3	12.9	7,6	0,0369	0,0022
6,2	4,3	12,9	8,6	0,0392	0,0012
4,7	3,2	12.8	9,6	0,0404	0.0009
3,2	2,2	12,8	10,6	0,0413	0,0008
1,7	1.2	12,8	11,6	0,0421	0,0005
0,8	0,6	12,8	12,2	0,0424	0,0001
0	0	12,8	12,8	0,0425	

Aus der angeführten Tabelle ersieht man, daß die Verlängerung der Zellen zunächst fast proportional der Erhöhung des inneren Druckes ist; wenn aber die Zellenwände bis zu einem Grade gedehnt werden (bei dem Druck 5,5 Atm. und der Dehnung um 3 %), fangen sie an, dem Drucke einen sich mehr und mehr vergrößernden Widerstand entgegenzusetzen, bis endlich die Erhöhung des inneren Drucks nur eine kaum merkliche Vergrößerung der Dehnung hervorruft (bei dem Druck 12,2 Atm. und der Dehnung um 4,2 %).

Betrachtet man die Angaben, welche für die Dehnbarkeit der Metalle bekannt sind, so sieht man ein, daß die Gesetze, nach denen die Verlängerung derselben unter der Dehnung stattfindet, denjenigen der Verlängerung der Zellwände sehr ähnlich sind. Die Verlängerung ist auch in diesem Falle zunächst der Erhöhung der Belastung proportional, später verkleinert sie sich aber, um alsdann nur kaum merklich zu werden; von diesem Momente an verwandelt sich die elastische Verlängerung in die bleibende.

Diese Verhältnisse veranlassen uns zunächst auf eine Möglichkeit der bleibenden Dehnung der Zellwände von *Spirogyra* bei weiterer Erhöhung des inneren Drucks, welcher in den Zellen der

in reinem Wasser befindlichen Alge herrscht, zu schließen. Um diese Voraussetzung zu prüfen, habe ich vor allem die Erhöhung des Druckes durch Temperaturerhöhung gewählt. Bekanntlich vergrößert sich der osmotische Druck (hier haben wir es nur mit diesem Drucke zu tun) proportional der absoluten Temperatur; wenn z. B. die Temperatur von 17 ^{0}—18 ^{0} C (Zimmertemperatur) auf 22 ^{0}—23 ^{0} C steigt, vergrößert sich der innere Zellendruck von *Spirogyra* von 12,8 Atm. auf $12{,}8 \times \frac{295}{290} = 13$ Atm. Die Steigerung der Temperatur um 1 ^{0} C ruft also eine Erhöhung des Druckes um ungefähr 0,04 Atm. hervor.

Wenden wir uns dem Versuche zu.

Zum Temperaturwechsel wurde ein gläsernes mittelst Siegellack zusammengeklebtes Wasserbad benutzt; dasselbe wurde auf den beweglichen Objekttisch des Mikroskops gestellt und befestigt. Die kurzen Objektträger kamen in ein gläsernes Schälchen, das ins Bad getaucht und von oben mit einem Kartondeckel und Watte bedeckt wurde. Wasser von beliebiger Temperatur wurde während des ganzen Versuches durch das Bad geleitet. Die beschriebene Einrichtung gestattete eine Änderung der Temperatur ohne ein Wegnehmen der Objekte aus dem Gesichtsfeld des Mikroskopes.

In den Tabellen (II—VIII) bedeuten L die Länge eines im betreffenden Versuche benutzten *Spirogyra*-Fadens in Teilungen des

Tabelle II.

C T	Atm. p	Minut. Z	Teil. d. Objtr. L
19,5^0	12,9	120	58,68
23,5^0	13,1	15	58,72
19,5^0	12,9	17	58,68
23,5^0	13,1	15	58,72
26^0	13,2	15	58,72
31^0	13,4	5	58,73
—	—	15	58,74
19,5^0	12,9	15	58,71
—	—	30	58,71

Tabelle III.

C T	Atm. p	Minut. Z	Teil. d. Objtr. L
19^0	12,9	120	66,82
26^0	13,2	15	66,84
19^0	12,9	20	66,82
31^0	13,3	15	66,88
19^0	12,9	20	66,82
36^0	13,5	15	66,93
19^0	12,9	25	66,92
—	—	50	66,92

Tabelle IV.

C T	Atm. p	Minut. Z	Teil. d. Objtr. L
19^0	12,9	120	59,69
26^0	13,1	18	59,71
31^0	13,3	25	59,73
19^0	12,9	115	59,69
36^0	13,5	25	59,86
19^0	12,9	80	59,85

Tabelle V.

C T	Atm. p	Minut. Z	Teil. d. Objtr. L
17^0	12,8	120	67,70
25^0	13,1	35	67,78
17^0	12,8	30	67,73
25^0	13.1	25	67,78
30^0	13,3	15	67,81
35^0	13,5	15	67,85
17^0	12,8	55	67,81

Tabelle VI.

C T	Atm. p	Minut. Z	Teil. d. Objtr. L
21°	13,1	120	67,73
26°	13,3	30	67,75
31°	13,5	15	67,75
35°	13,7	20	67,80
41°	13,9	15	67,85
21°	13,1	25	67,83
—	—	65	67,83

Tabelle VII.

C T	Atm. p	Minut. Z	Teil. d. Objtr. L
20°	13,1	120	66,56
23°	13,2	10	66,57
26°	13,3	2	66,58
—	—	10	66,65
21°	13,1	10	66,61
19°	13,1	10	66,61
21°	13,1	10	66,61
23°	13,2	10	66,64
26°	13,3	18	66,65
34°	13,5	10	66,65
21°	13,1	16	66,62
20°	13,1	80	66,62

Tabelle VIII.

C T	Atm. p	Minut. Z	Teil. d. Objtr. L
18°	12,8	120	57,81
26°	13,1	25	57,82
31°	13,3	15	57,84
18°	12,8	20	57,84
31°	13,3	15	57,84
36°	13,4	20	57,85
41°	13,7	20	57,87
18°	12,8	20	57,86

Objektträgers (also $^1/_{75}$ cm) ausgedrückt, T die Temperatur in Grad Celsius, p der innere Zellendruck bei dieser Temperatur in Atmosphären, Z die Zeit des Verweilens des Fadens bei dieser Temperatur vor der Beobachtung in Minuten. Bei dem Aufstellen der Zahlen wurde das durch Vorversuche bei der betreffenden Temperatur bestimmte Wachstum berücksichtigt.

Aus den angeführten Tabellen (II—VIII) ersieht man zunächst, daß sich die einzelnen Fäden in Bezug auf die Erhöhung des Drucks verschieden verhalten. Während der Faden der Tabelle VII schon bei einer Druckerhöhung um 0,2 Atm. eine bleibende Dehnung der Wände aufwies, wurde dieselbe in den Tabellen II, V, VIII erst bei der Erhöhung des Druckes um 0,3—0,4 Atm. und in den Tabellen III, IV, VI um 0,6 Atm. erhalten. Jedenfalls zeigen die angeführten Versuche, daß die Zellwände gewöhnlich fast bis zur Elastizitätsgrenze gespannt sind. Da die Erhöhung des inneren Zellendrucks um 0,2—0,4 Atm. auch im normalen Zustand stattfinden kann (wie es die Beobachtung der Plasmolyse zeigt, schwankt der osmotische Druck der Zellen in verschiedenen Wachstumsstadien gewöhnlich zwischen 12,8 und 13,3 Atm.), ist die Möglichkeit der Dehnung der Wände über die Elastizitätsgrenze auch beim normalen Wachstum der *Spirogyra*-Zellen gegeben. Wenn aber eine solche

Dehnung stattgefunden hat, gewinnen die Wände die Eigenschaft, wieder etwas elastisch gedehnt werden zu können, bis eine neue Elastizitätsgrenze überschritten wird (s. Tabellen IV, V, VII und VIII). Ähnliche Verhältnisse wurden auch bei der Dehnung der Metalle beobachtet.

Schluß.

Auf Grund der mitgeteilten Versuche kommen wir zum Schlusse, daß die Zellwände von *Spirogyra* normal stets beinahe bis zur Elastizitätsgrenze gedehnt werden. Zur Ausführung des Wachstums (d. h. der bleibenden Dehnung) genügt schon die Neubildung derjenigen Quantität der osmotischen Substanzen, welche den osmotischen Druck des Zellsaftes um 0,2—0,6 Atm. (entsprechend dem Wachstumstadium) vergrößert. Daß solche Erhöhung des Druckes bei *Spirogyra* auch normal stattfinden kann, zeigt die Plasmolyse der Zellen in verschiedenen Wachstumsstadien.

Über die Tatsachen, welche diesen Schluß nochmals bestätigen und auch einige bei der Beobachtung des Wachstums bemerkten Erscheinungen erklären, möchte ich in einer weiteren Mitteilung berichten.

Über die Ursache des Welkens.

Von

A. Ursprung,

Freiburg (Schweiz).

In meinen Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen[1]) war ich zum Schlusse gelangt, daß bei *Phaseolus, Hedera* und *Fagus* die Blätter deshalb abstarben, weil das durch das partielle Abtöten des Stengels erzeugte Kräftedefizit zu groß war, um Wasser in genügender Menge zu heben. Neuerdings suchte nun Dixon[2]) durch Versuche mit *Syringa* die Unrichtigkeit meiner Folgerungen darzutun, nachdem schon früher von Jost[3]) Einwände erhoben worden waren. Während ich die Angriffe Josts bereits an anderer Stelle[4]) beantwortet habe, möchte ich hier auf die Anschauungen Dixons eingehen.

Bei der englischen Wiedergabe der von mir (S. 150) erwähnten Möglichkeiten wurde mir eine Ansicht unterschoben, die ich nicht nur niemals aussprach, sondern für ganz falsch halte. Danach soll ich gesagt haben, die lebenden Zellen könnten wirksam sein „by directly elevating the water, or by partially supporting the hydrostatic head". Der betr. Passus meiner Abhandlung lautet dagegen: „Es ist denkbar, daß sie (die lebenden Zellen des Stengels) einen Teil der zur Hebung des Wassers nötigen Kraft liefern." Mehr als eine Mitwirkung bei der Hebungsarbeit habe ich den lebenden Zellen nie zugeschrieben. Es wird dann weiter ausgeführt, daß die von mir geltend gemachte Möglichkeit gar nicht vorhanden sei, da „unidirectional structures" in den Leitungsbahnen fehlten. Hierbei handelt es sich um eine Behauptung, die auf der Voraussetzung basiert, daß solche „unidirectional structures" eine conditio sine qua non seien für ein Eingreifen der lebenden Zellen in die Hebungsarbeit. Diese Voraussetzung ist aber unberechtigt, da wir eben nicht wissen, wie die lebenden Zellen wirken. Wenn sich aber jemand diese Wirkung ohne „unidirectional structures" nicht vorstellen

---

[1]) Ursprung, A., Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Beih. z. Bot. Zentralbl. Bd. XVIII. Abt. I. 1904. Heft 1.)

[2]) Dixon, H., Note on the supply of water to leaves on a dead branch. (Scient. Proc. of the royal Dublin soc. Vol. XI. 1905. No. 2.)

[3]) Jost, L., Bot. Ztg. 1905 Nr. 8 und Nr. 16/17.

[4]) Ursprung, A., Bot. Ztg. 1905 Nr. 16/17 und Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII. 1906. Heft 4.)

kann, so ist damit noch gar nichts bewiesen. Eine unbegründete Annahme kann durch eine zweite ebenso unbegründete nicht gestützt werden.

Es werden dann weiter gegen die Berechtigung meiner Schlüsse 3 Einwände gemacht, die ich gesondert nacheinander besprechen will.

I.

Nach Dixon sind die von mir beobachteten Erscheinungen des Absterbens und Welkens „probably largely due to the introduction of poisonous or plasmolysing substances into the leaves from the dead cells". Zur Begründung führte Dixon einige Versuche aus, von denen ich zuerst denjenigen besprechen will, der am unzweideutigsten ist und daher auch am besten Aufschluß geben muß.

Drei *Syringa*-Äste wurden in Wasser gestellt, drei andere in ein filtriertes Dekokt von *Syringa*-Zweigen; die in Dekokt stehenden Zweige waren nach 2 Tagen welk, die andern wurden nach 5 Tagen welk. Die Ansicht Dixons, daß die in Dekokt stehenden Äste früher welken müssen, wenn das Dekokt giftig wirkt, ist ganz richtig, aber die Tatsache, daß das Welken einige Tage früher stattfindet, kann die giftige Wirkung des Dekoktes nicht einmal wahrscheinlich machen, geschweige denn beweisen.

Ich habe ähnliche Versuche ausgeführt an *Impatiens Sultani*. Diese Pflanze wählte ich, weil sie mir gerade zur Verfügung stand, während beblätterte *Syringa*-Zweige zu dieser Jahreszeit nicht zu beschaffen waren. Ein Sproß von 22 cm Länge mit 11 Blättern wurde am 23. Nov. 4 h. p. m. abgeschnitten und in ziemlich konzentriertes *Impatiens*-Dekokt[5]) gestellt. Am 25. Nov. waren die Blätter deutlich welk. Hierauf schnitt ich das basale Sproßende 1 cm weit ab und fand die Gefäße oft auf die ganze Länge des abgeschnittenen Stückes mit braunen Massen verstopft. Als ich am 28. Nov. den welken in Dekokt stehenden Sproß in den feuchten Raum brachte, erholten sich die Blätter ziemlich rasch wieder. Die Gefäßverstopfungen wie das Turgescentwerden im feuchten Raum zeigen deutlich, daß das Welken auf Wassermangel und nicht auf Vergiftung zurückzuführen ist.

Um das Verhalten derselben Pflanze unter denselben Umständen bei wirklicher Vergiftung kennen zu lernen, stellte ich am 24. Nov. 10 h. a. m. einen Sproß von 23 cm Länge mit 8 Blättern in eine $CuCl_2$lösung. Am 25. Nov. waren die Blätter deutlich welk. Das basale Ende des Sprosses wurde hierauf mikroskopisch untersucht, der Sproß selbst in Leitungswasser gestellt. Die Gefäße waren frei von Verstopfungen; das eingetretene Welken machte immer weitere Fortschritte, obschon die Pflanze keine Gelegenheit hatte, mehr Gift aufzunehmen. Einen andern Sproß von 16 cm Länge mit 8 Blättern brachte ich am 28. Nov. 11 h. a. m. in $CuCl_2$lösung und stellte ihn sofort in den feuchten Raum. Trotzdem waren die Blätter schon

[5]) Zur Herstellung des Dekoktes wurden *Impatiens*-Stengel in dünne Querscheiben zerschnitten, diese in Wasser auf dem Wasserbade ca. 1 Stunde lang gekocht, über Nacht stehen gelassen und die Flüssigkeit viermal sorgfältig filtriert.

am folgenden Tage welk und erholten sich nicht mehr. Ein in konzentriertem Dekokt stehender Sproß von genau denselben Dimensionen, der zu gleicher Zeit in den feuchten Raum gebracht wurde, war am 6. Dez., als ich diese Zeilen niederschrieb, noch vollständig turgescent.

Außer diesem eindeutigen Experiment, das, richtig interpretiert, meine Ansicht bestätigt, führte Dixon noch 2 andere Versuche aus, die aber mehrdeutig sind und schon deshalb von vornherein keine Beweiskraft besitzen. Ein an der Pflanze befindlicher *Syringa*-Ast wurde im obern Teile mit heißem Wasser getötet und die tote Partie in Wasser gestellt. Die weiter unten befindlichen Blätter der lebenden Partie sollen hierauf in wenigen Tagen welk geworden sein. Ein anderer Ast, der im wesentlichen in ähnlicher Weise behandelt wurde, ergab dasselbe Resultat. Diese Experimente lassen natürlich verschiedene Erklärungen zu und können daher ohne genauere Prüfung weder für noch gegen Dixon sprechen. In der Absicht, die Verhältnisse etwas eingehender zu studieren, wiederholte ich den genannten Versuch mit *Impatiens.* Ein Sproß von 60 cm Länge mit 10 Seitensprossen und zusammen ca. 80 Blättern wurde am 29. Nov. an der Spitze auf eine Länge von 20 cm mit Dampf getötet und das Ende, nach Entfernung des 8 Blätter tragenden Gipfelteiles, in Wasser getaucht. Obschon bereits 15 cm unterhalb der toten Strecke Blätter inseriert waren, konnte ich nach einer Woche, als ich dies niederschrieb, noch keine schädigende Wirkung bemerken. Ein anderer Sproß von 30 cm Länge, der an demselben Tage in gleicher Weise behandelt worden war, zeigte genau dasselbe Verhalten.

Zum Vergleiche tauchte ich am 1. Dez. 5 h. p. m. das Ende eines Sprosses, dessen Spitze abgeschnitten war, in $CuCl_2$lösung. Der Sproß war 70 cm lang und besaß mehrere Seitensprosse mit zusammen ca. 50 Blättern. Am folgenden Tage zeigten die nächsten Blätter, die eine Entfernung von ca. 15 cm von der Flüssigkeit hatten, schwaches Welken; nach 3 Tagen waren 30 Blätter vollständig welk und hingen samt den entsprechenden Sprossen schlaff herunter. Das Verhalten ist somit ein grundverschiedenes, je nachdem man das Sproßende in eine giftige Lösung stellt oder in der von Dixon angegebenen Weise behandelt.

Dies sind die experimentellen Belege Dixons.

Ich möchte nun diesen Versuchen eine Reihe von Tatsachen gegenüberstellen, welche auf die in Rede stehende Frage eine eindeutige Antwort geben.

Im Jahre 1885 wurden Abtötungsversuche mit heißem Wasser oder heißer Luft von Hansen,[1]) Janse,[2]) Vesque[3]) und Weber[4]) ausgeführt.

---

[1]) Hansen, Ein Beitrag zur Kenntnis des Transpirationsstroms. (Arb. d. Würzb. Inst. Bd. III.)

[2]) Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze. (Pringsh. Jahrb. 1887.)

[3]) Vesque, Sur le prétendu rôle des tissus vivants du bois dans l'ascension de la sève. (Compt. rend. 1885.)

[4]) Weber, Über den Einfluß höherer Temperatur auf die Fähigkeit des Holzes, den Transpirationsstrom zu leiten. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 1885.)

1. Hansen fand, daß an der Basis gebrühte, abgeschnittene Zweige länger frisch blieben, als nicht gebrühte Kontrollzweige. Es ist hier nicht der Ort, auf die Erklärung dieser Erscheinung einzugehen. Soviel aber ist sicher, daß diese Tatsache mit der Annahme Dixons unvereinbar ist und daher einen Beweis für deren Unrichtigkeit liefert.

2. Janse führte ähnliche Versuche aus, konnte aber keine erheblichen Differenzen in dem Verhalten der gekochten und nicht gekochten Zweige finden. Diese Tatsache wäre unmöglich, wenn die toten Zellen ein Gift oder eine plasmolysierende Substanz ausscheiden würden.

3. Vesque wiederholte einige Versuche Janses und gelangte zu Resultaten, welche die Ansicht Dixons teilweise zu bestätigen scheinen. Vesque nahm an, daß beim Welken 2 Perioden zu unterscheiden seien. „Pendant la première période, les feuilles se dessèchent parce qu'elles meurent, pendant la seconde, elles meurent parce qu'elles se dessèchent." Punkt 1 würde für Dixon sprechen. Daß aber die zu Grunde liegende Annahme unrichtig ist, geht unzweifelhaft aus der Tatsache hervor, daß die stark angewelkten Blätter eines seit 9 Tagen in Dekokt stehenden *Impatiens*-Zweiges wieder turgescent werden, wenn man sie in den feuchten Raum bringt. Dieses Verhalten wäre unmöglich, wenn das Welken wegen der Abtötung der Blattzellen erfolgte, denn tote Zellen werden auch durch die beste Wasserzufuhr nicht wieder lebendig.

Daß das Absterben der Blätter durch Wassermangel bei verschiedenen Pflanzen in verschiedener Weise vor sich gehen kann, ist eine längst bekannte Erscheinung. Auch die Blätter derselben Pflanze können sich, wie ich bei *Fagus*[1]) gezeigt habe, verschieden verhalten.

4. Weber tötete an der Pflanze belassene Zweige an der Basis ab und fand unter anderm, daß die welken Blätter eines *Prunus*-Sprosses wieder turgescent wurden, als etwas mehr als die Hälfte der verdunstenden Spreitenflächen entfernt wurde. Hieraus geht auf das deutlichste hervor, daß weder Vergiftung noch Plasmolyse vorlag, denn nach der Entfernung eines Teiles der Blätter hätten sich die schädlichen Stoffe in den übrigen Blättern um so stärker ansammeln und eine Beschleunigung des Welkens herbeiführen müssen.

5. Weber fand ferner, daß Zweige, die unterhalb der Operationsstelle abgeschnitten und in Wasser gestellt wurden, welk blieben, während sie wieder turgescent wurden, wenn man sie oberhalb der Operationsstelle abschnitt.

Ich tötete einen *Impatiens*-Ast von 35 cm Länge mit 10 Blättern in der Nähe der Basis auf 8 cm mit Wasserdampf ab. Als nach 7 Stunden die Blätter deutlich welk waren, wurde der Sproß über der toten Stelle abgeschnitten und in Wasser gestellt. Die Blätter erholten sich rasch, der Sproß entwickelte sich weiter und nach 10 Tagen hatten sich am basalen Teile sogar 6 kräftige Wurzeln

---

[1]) A. Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII. 1906. S. 503.)

gebildet. Ein anderer Sproß von 60 cm Länge wurde 20 cm unterhalb der Spitze auf 4 cm mit Dampf getötet. Über der toten Strecke fanden sich 10 Blätter, unterhalb 24 Blätter. Die 10 Spitzenblätter waren nach einem Tag außerordentlich stark welk, während die übrigen keine Veränderung zeigten und sich normal weiter entwickelten. Der Stengel wurde über der toten Strecke abgeschnitten, in Wasser gestellt und in den feuchten Raum gebracht, worauf die Blätter nach einem Tag wieder turgescent waren.

Hieraus geht mit Sicherheit hervor, daß das Welken nicht auf Vergiftung beruhte, denn eine Zelle, die wegen Vergiftung welkt, ist tot und eine tote Zelle wird durch Wasserzufuhr nicht wieder lebendig. Dagegen vermag dieses Experiment die Frage nicht definitiv zu entscheiden, ob nicht die Zuführung plasmolysierender Substanzen die Ursache des Welkens sein könnte. Allerdings müßte in der kurzen abgetöteten Strecke unglaublich viel von diesem Stoff produziert werden, auch müßte diese Produktion sehr lange andauern, um selbst nach dem Welken noch diesen auffallenden Unterschied zu zeigen, je nachdem das Abschneiden unter- oder oberhalb der toten Strecke erfolgt. Um hierüber Gewißheit zu erhalten, stellte ich einen bewurzelten *Impatiens*-Sproß in konzentriertes *Impatiens*-Dekokt. Ich untersuchte die Wurzelhaare, nachdem sie 2 Tage in dem Dekokt gewesen waren. Während in derselben Zeit ein in Dekokt gestellter abgeschnittener Sproß welkte, waren hier die Blätter vollständig turgescent und selbst die Wurzelhaare besaßen einen ganz normalen plasmatischen Inhalt, in welchem ich sogar eine, wenn auch nur langsame Bewegung feststellen konnte. Es beweist dies gewiß zur Genüge, daß das Dekokt nicht nur keine giftigen, sondern auch keine plasmolysierenden Eigenschaften besitzt. Auch nach 4 Tagen, als ich diese Zeilen niederschrieb, war die ganze Pflanze vollständig turgescent.

Ich hatte auch ein junges eingetopftes *Impatiens*-Pflänzchen anderthalb Wochen lang statt mit Wasser mit konzentriertem *Impatiens*-Dekokt begossen, ohne die geringste Schädigung zu beobachten.

Übrigens gehören ja die humusreichen Böden, deren Wasser lösliche Stoffe abgestorbener Pflanzen enthält, nach den Erfahrungen der Förster, Gärtner und Landwirte gerade zu den fruchtbarsten und wirken bekanntlich in keiner Weise giftig. Auch sterben an einem Baume die Blätter nicht ab, selbst wenn große Partien des Holzkörpers tot sind; es ist nur nötig, daß eine — allerdings nicht zu schmale — lebende Verbindungsbrücke sich finde. Würden beim Absterben Gifte erzeugt, dann wären die Tréculsche Linde und ähnliche Bäume unmöglich, und das Kernholz, Wundholz und Schutzholz würde schädigen statt schützen.

6. Die Unrichtigkeit seiner Annahme hätte Dixon auch aus meiner eigenen, von ihm angegriffenen Abhandlung ohne Mühe ersehen können. Ich konstatierte die Tatsache, daß *Primula*-Blätter mit toten Stielen viel weniger rasch welken, wenn man die Stiele mit Paraffin bestreicht oder die seitliche Wasserabgabe in anderer Weise herabsetzt. Daß hierdurch die Wanderung von allfällig durch

das Töten erzeugten Giften nicht verhindert werden kann, ist doch wohl selbstverständlich, ja das Verhalten der Spreiten zeigt sogar, daß sie beschleunigt werden müßte.

7. Wer jemals Abtötungsversuche, wie ich sie beschrieb, ausgeführt hat, dem ist es, besonders an krautigen Pflanzen, aufgefallen, daß diejenigen Zellen, die in nächster Nähe der abgetöteten liegen, immer noch turgescent blieben, nachdem die Blätter schon längst welk waren. Dieses Verhalten ist natürlich unmöglich, wenn die toten Zellen Gifte oder plasmolysierende Stoffe ausscheiden. Der Stengel müßte dann, von der abgetöteten Stelle ausgehend, relativ rasch nach oben und unten absterben; dies findet aber nicht statt, sondern die Stengelzellen bleiben so lange am Leben, bis sie infolge von Wassermangel vertrocknen.

8. In meiner letzten Arbeit[1]) habe ich ferner nachgewiesen, daß die Blätter an *Fagus*-Ästen — ceteris paribus — um so rascher absterben, je mehr die abgetötete Zone der Zweigspitze genähert ist. Z. B.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge d. abgetöteten Strecke	Entfernung d. toten Strecke von der Basis	Verhalten der Blätter
2,3 m	48	11 cm	0 cm	Die Blätter blieben 10 Tage turgescent.
2,5 m	49	11 cm	1,9 m	Die Blätter waren schon nach 4 Tagen teilweise dürr.

Wenn nun die Geschwindigkeit der Wasserbewegung bei diesem *Fagus*-Ast auch nicht 1,5 m pro Stunde erreichte, wie das nach den Versuchen von Sachs bei *Albizzia lophantha* für eine Lithiumlösung der Fall war, so müßten doch bei einer Vergiftung oder Plasmolysierung die Blätter beider Äste zu gleicher Zeit absterben, oder es könnte die Differenz doch höchstens wenige Stunden, nicht aber mehrere Tage (eine Woche) betragen.

9. Wäre das Absterben der Blätter eine Vergiftungserscheinung, dann müßte es natürlich, unter sonst gleichen Umständen, um so langsamer erfolgen, je mehr Blätter vorhanden sind, da dann eben die Konzentration des Giftes im Blatte weniger rasch vor sich geht. Hiermit steht aber die folgende Tatsache in direktem Widerspruch.

Astlänge	Zahl der Blätter	Länge der toten Strecke	Verhalten der Blätter
2,1 m	167	80 cm	Die Absterbungserscheinungen traten nach einem Tage auf.
1,7 m	10	80 cm	Die Absterbungserscheinungen traten erst nach drei Tagen auf.

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. l. c.

10. Wenn man einen *Impatiens*-Sproß abschneidet und frei aufhängt, so welken die jüngsten Blätter zuletzt. Z. B.: Ein Sproß von 22 cm Länge, mit 9 Blättern, wurde am 20. Nov. $10^1/_2$ h. a. m. abgeschnitten und frei aufgehängt. Nach 3 Stunden waren die älteren Blätter deutlich welk und nach 3 Tagen fast dürr, während die jüngsten Blätter wenig welk waren; selbst nach 14 Tagen zeigten die 2 jüngsten Blätter relativ schwaches Welken. Ein jüngeres Blatt verdunstete, wie ich durch Wägung nachwies, pro Flächeneinheit ungefähr $^1/_3$ stärker als ein altes. Wenn trotzdem die jungen Blätter viel langsamer welkten, so ist das darauf zurückzuführen, daß das verfügbare Wasser vor allem ihnen zuströmt. Ich habe dies auch direkt durch Aufsteigen lassen einer 1 $^0/_0$ Cs Cl lösung[1]) spektroskopisch nachgewiesen. Ähnliches geht übrigens auch für andere Pflanzen aus den Versuchen Pfitzers[2]) über die Hebung angewelkter Blätter durch Wasserzufuhr hervor. Wenn nun aber der aufsteigende Saftstrom vor allem den jungen Blättern zufließt, so müssen auch diese, bei giftigem oder plasmolysierendem Saft, am meisten von den schädlichen Stoffen zugeführt erhalten und können dann — falls ihre lebenden Zellen gegen Gifte auch widerstandsfähiger sein sollten — die älteren Blätter jedenfalls nicht lange überleben. Das Experiment bestätigte diesen Schluß.

Ein *Impatiens*-Sproß von 23 cm Länge besaß 10 Blätter an der Spitze und weiter unten 5 kleine, junge Blättchen; er wurde am 30. Nov. 4 h. p. m. in eine $Cu\,Cl_2$ lösung gestellt. Die 5 kleinen Blättchen waren noch innerhalb des Glases, in dem die Lösung sich befand, 4—8 cm über dem Spiegel der Flüssigkeit. Nach einem Tag waren alle Blätter deutlich welk, die jüngsten schwächer als die älteren, nach 3 Tagen waren einige Blätter bereits halbdürr, die andern vollständig welk.

Ein *Impatiens*-Sproß von ganz ähnlichen Dimensionen, 22 cm lang, mit 11 Blättern an der Spitze und 5 kleinen, jungen, weiter unten inserierten Blättchen wurde in ein ähnliches Glas gestellt, das zur Hälfte mit konzentriertem Dekokt gefüllt war. Die kleinen Blättchen befanden sich 2—7 cm über der Flüssigkeit. Während die älteren Blätter schon nach 2 Tagen welkten, waren die jüngeren innerhalb des Glases noch nach 9 Tagen völlig turgescent. Das Glas wurde hierauf in den feuchten Raum gestellt, wo sich auch die älteren, stark welken Blätter nach 2 Tagen wieder erholt hatten.

11. Die unter 10. mitgeteilten Erfahrungen lassen auch den folgenden Versuch richtig beurteilen. Ein an der Pflanze befindlicher *Impatiens*-Sproß von 35 cm Länge, mit 8 großen Blättern an der Spitze und 4 kleinen in der Nähe der Basis, wurde am 22. Nov. 11 h. a. m. an der Basis auf 9 cm Länge mit Dampf abgetötet. Nach etwa einer Stunde führte ich die Spitzenblätter in ein Glas ein, dessen Wände mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidet waren; die 4 kleinen Blättchen, die 2 cm oberhalb der toten Strecke

[1]) Li Cl war nicht brauchbar, da meine Versuchspflanzen selbst Li enthielten.

[2]) Pfitzer, E., Über die Geschwindigkeit der Wasserströmung in den Pflanzen. (Pringsh. Jahrb. Bd. XI.)

inseriert waren, ragten frei in die Luft und waren also in keiner Weise gegen Transpiration geschützt. Nach 14 Tagen, als ich diese Zeilen niederschrieb, hatten noch alle Blätter ihre anfängliche Turgescenz. Während das Verhalten der Spitzenblätter die Annahme Dixons höchst unwahrscheinlich macht, ohne sie definitiv zu widerlegen, zeigt das Verhalten der 4 kleinen Blättchen deutlich, daß Gifte oder plasmolysierende Stoffe in wirksamer Menge nicht gebildet wurden, da sonst die benachbarten, stark transpirierenden Blättchen hätten leiden müssen.

So kommen wir denn zum Schlusse, daß alle jene Versuche, welche über diese erste Frage eine eindeutige Antwort ermöglichen, die Annahme der Vergiftung oder Plasmolysierung als unrichtig erweisen.

II.

Den zweiten Einwand faßt Dixon in den Satz zusammen: „Clogging due to the exudation of comparatively impermeable substances into the water-conducting tissues of the plant may also contribute to the fading of the leaves.“ Hierzu habe ich nicht viel zu bemerken. Es handelt sich hier um eine bloße Behauptung, da eben nichts tatsächliches zu Grunde liegt. Ich selbst hatte die Leitungsbahnen meiner Versuchspflanzen auf Quer- und Längsschnitten sorgfältig auf Verstopfung geprüft. Dixon unterließ diese Prüfung, bemerkte aber: „such substances might themselves be quite invisible and elude the most careful examination.“ Ich habe den Versuch Dixons mit dem in Dekokt gestellten Sproß mit *Impatiens* wiederholt und in den Gefäßen des welken Sprosses außerordentlich zahlreiche und außerordentlich deutliche Verstopfungen gefunden, und als ich die verstopfte Partie abschnitt und den Sproß in Wasser stellte, wurde er wieder turgescent, womit gezeigt ist, daß die Verstopfungen schuld am Welken waren. Es hat ja gewiß einen Wert, Betrachtungen über die Nachweisbarkeit des schwer Nachweisbaren anzustellen, dabei sollte man aber doch nicht unterlassen, das leicht Nachweisbare mit dem Mikroskop festzustellen. Ich habe diese Frage übrigens bereits in meiner letzten Arbeit[1]) für *Fagus* einer eingehenden experimentellen Untersuchung unterzogen.

III.

Endlich schreibt Dixon (S. 11): „However, it also appears evident, that if the leaves exerted much tension during the application of the high temperature, this tension might easily cause the rupture of the water-columns, while the tensile strength of the water was diminished owing to its increased vapour-pressure at the higher temperature.“ Es ist aber nicht zu vergessen, daß die Existenz einer solchen negativen Spannung im Wasser der Leitungsbahnen wohl angenommen, aber noch nicht nachgewiesen wurde. Wenn Dixon ferner schreibt: „the application of heat in these experiments

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. l. c

may permanently interrupt the water-supply by breaking the water-columns, on the continuity of which the water-supply depends," so ist auch hier zu bemerken, daß vorläufig weder die Notwendigkeit einer solchen „continuity", noch ihr Vorhandensein bewiesen ist. Es handelt sich also bei diesem dritten Einwand auf Seite Dixons lediglich um Vermutungen. Diesen möchte ich nun die Tatsache gegenüberstellen, daß es faktisch nicht auf die Methode ankommt, nach der man abtötet, sondern nur auf das Abtöten selbst. Ich erhielt bei *Fagus* (der Pflanze, mit der ich diese vergleichenden Versuche[1]) anstellte) dieselben Resultate mit hoher Temperatur (Wasserdampf), tiefer Temperatur (Eis), Elektrizität (Induktionsstrom) und Äther. Wäre das Zerreißen der Wassersäulen an dem Welken schuld gewesen, dann hätten die zerrissenen Säulen in den *Primula*-stielen beim Bestreichen mit Paraffin sich wieder vereinigen müssen, eine Annahme, die doch wohl zu phantastisch ist, um ernst genommen werden zu können. Auch ist mit dem besten Willen nicht einzusehen, wie durch das Bestreichen einer Zweigpartie mit Äther diese vermuteten kontinuierlichen Wassersäulen zerrissen werden sollten.

---

[1]) Jahrb. f. wiss. Bot. l. c.

Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen.

Von

A. Laage,
Charlottenburg.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Die Bedingungen der Keimung der Farn- und Moossporen in Licht und Dunkelheit sind in den letzten vier Jahrzehnten von den verschiedensten Forschern zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden.

Ganz besonders legte man sich dabei die Frage vor, ob die Sporen der Moose und Farne in Übereinstimmung mit den Samen höherer Pflanzen bei Ausschaltung der Lichtwirkung, also in vollkommener Dunkelheit, zu keimen imstande sind; eine Frage, die man in der Annahme, daß sich die Samen und Sporen nach dieser Richtung hin selbstverständlich gleich verhalten müßten, lange Zeit unbeachtet gelassen hatte. Erst im Jahre 1868, als J. Borodin die Entdeckung machte, daß die Sporen vieler Moose und Farne im Gegensatz zu den Samen höherer Pflanzen im Dunkeln nicht zu keimen imstande seien, wurde die Aufmerksamkeit der Botaniker auf diesen Gegenstand gelenkt. Die Untersuchungen jedoch, die nunmehr von den verschiedensten Forschern nach dieser Richtung hin angestellt wurden, führten trotz häufiger Anwendung derselben Methode und oft auch — wenigstens hinsichtlich der Art — desselben Sporenmaterials zu so widersprechenden Resultaten, daß diese Frage bis heute noch nicht als vollkommen gelöst gelten kann.

Bevor ich nun zur Besprechung meiner eigenen Versuche übergehe, wird es von Vorteil sein, zunächst die Hauptresultate früherer, über den Einfluß des Lichtes auf Moos- und Farnsporenkeimung handelnder Arbeiten noch einmal kurz zu schildern:

Die bereits erwähnten, im Jahre 1868 von J. Borodin angestellten Versuche hatten das Ergebnis, daß die Farnsporen, wenigstens die von ihm untersuchten Arten: *Aneimia Phyllitides, Allosorus sagittatus, Aspidium molle, Polypodium repens, Phegopteris*

effusa, Asplenium alatum, Asplenium species und *Asplenium lasiopteris* im Dunkeln nicht zu keimen imstande seien, daß vielmehr Licht für das Zersprengen des Exospors nötig sei. Dasselbe gilt nach ihm auch für die Keimung der Sporen des Mooses *Polytrichum commune.*[1]) Seine Angaben wurden in den siebziger Jahren von Schmidt (1870 p. 20) an Sporen von *Aspidium violaceum, Aspidium filix mas* und von Kny (1872 p. 4) an solchen von *Osmunda* bestätigt, während ungefähr um dieselbe Zeit die Untersuchungen Goepperts und Scheltings zu gerade entgegengesetzten Resultaten führten. Goeppert (siehe Schmidt, l. c. p. 21.) benutzte wie Kny Sporen von *Osmunda gracilis* und *Osmunda regalis,* die in völliger Dunkelheit nach seinen Angaben sämtlich schon sechs Tage nach der Aussaat gekeimt waren. Von den beiden untersuchten Arten erwiesen sich die Sporen von *Osmunda regalis* bei Kultur im Dunkeln als noch etwas keimkräftiger wie diejenigen von *Osmunda gracilis.* Ein ähnliches Ergebnis hatten die Untersuchungen Scheltings (1875), der besonders *Aneimia Phyllitides, Pteris aquilina, Aspidium filix mas* und *Aspidium falcatum* auf ihre Keimungsenergie im Dunkeln untersuchte. Er fand — ähnlich wie Goeppert für *Osmunda* — daß die genannten Farnsporenarten in völliger Dunkelheit zu keimen imstande seien, daß jedoch der Vorkeim hier eine wesentlich andere Ausbildung erfährt als bei Kultur der Sporen im Licht; es kommt nämlich im Dunkeln nie zur Ausbildung eines flächenförmigen Prothalliums; vielmehr werden nur Zellfäden erzeugt, die sich zwar bisweilen verzweigen, aber nur selten mehr als acht Zellen bilden. — Diese von Schelting gewonnenen Resultate stehen also insofern mit denen Borodins in direktem Widerspruch, als hier im Gegensatz zu dort gefunden wurde, daß die Sporen von *Aneimia Phyllitides* auch im Dunkeln zur Keimung fähig sind.

Kurz nach dem Erscheinen der Arbeiten Goepperts und Scheltings wies H. Leitgeb in einer kürzeren Abhandlung: „Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte" nach, daß für jene Sporen Licht eines bestimmten „Minimums von Intensität" notwendig sei; während es ungefähr um dieselbe Zeit Milde (1877 p. 44—45) gelang, *Equisetum*-Sporen in völliger Dunkelheit zum Keimen zu bringen.

Im Jahre 1897 erschien dann die Abhandlung von Forest Heald: Gametophytic regeneration as exhibited by mosses, and conditions for the germination of cryptogam spores. Diese enthält sehr ausführliche Angaben über die Bedingungen der Keimung der Moossporen und schildert kurz einige Versuche über diese Vorgänge bei den Farnen und Schachtelhalmen. Unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. bei gewöhnlicher Temperatur und anorganischer Ernährung, sind nach ihm weder Moos- noch Farnsporen in

---

[1]) Eine historische Übersicht über die bis zum Jahre 1884 erschienenen Arbeiten über die Keimung der Moose und Lebermoose gibt S. O. Lindberg: „Historika data rörande var kännedom om moss-sporens groning." Helsingfors 1884. [Rektorprogramm.]

völliger Dunkelheit zu keimen imstande. — Moossporen keimen im Dunkeln nur in einer Lösung von Traubenzucker und häufig, wenn auch schlecht, in Peptonlösung.

Was die Farne anbetrifft, so benutzte Forest Heald zu seinen Untersuchungen nur die Sporen von *Ceratopteris thalictroides* und *Alsophila Loddigesii.* Diese waren bei gewöhnlicher Temperatur im Dunkeln nicht zum Keimen zu bringen, keimten aber bei einer Temperatur von 32° C. bei Lichtabschluß nach Verlauf von ca. 16 Tagen.

Healds Resultate wurden im Jahre 1902 durch eine Arbeit von N. Schulz: „Über die Einwirkung des Lichtes auf Keimungsfähigkeit der Moose, Farne und Schachtelhalme“ im wesentlichen bestätigt. Auch er fand, daß Farn- und Moossporen bei gewöhnlicher Temperatur und anorganischer Ernährung im Dunkeln nicht zu keimen imstande sind; bei höherer Temperatur (32°) keimen — wie schon Forest Heald beobachtete — die Sporen des Farnes *Ceratopteris thalictroides* auch in völliger Dunkelheit. Moossporen sind nur in Lösungen von Glucose oder Pepton bei völligem Lichtabschluß zu keimen imstande.

Auf Grund der geschilderten Ergebnisse stellte Heald im Resumé seiner Arbeit den allgemeinen Satz auf, daß Farne nur bei höherer Temperatur im Dunkeln zu keimen imstande seien, und glaubte damit den Widerspruch in den Resultaten von Borodin und Schmidt, Goeppert und Schelting gelöst zu haben.

Daß jedoch dieser Satz in seiner Allgemeinheit nicht genügend begründet ist, leuchtet ein; denn die Erfahrungen Healds, der nur mit Sporen zweier Farnspezies arbeitete, waren keinesfalls hinreichend genug, um a priori auf die Sporen sämtlicher Filicinen angewendet werden zu können. — Von besonderem Interesse in seiner Arbeit ist die Entdeckung, daß Moossporen in einer Lösung von Traubenzucker und in Peptonlösung in völliger Dunkelheit zu keimen imstande sind und sich darin von den Farnen und Schachtelhalmen unterscheiden.

Es ließ sich vermuten, daß auch die Farnsporenkeimung durch bestimmte chemische Stoffe in Licht und Dunkelheit herbeigeführt oder wenigstens günstig beeinflußt wurde. In wie weit diese Vermutung berechtigt war, und ob ferner auch andere Farne die von Heald in obigem Satze ausgesprochene Annahme bestätigen oder nicht, wird nachfolgender Bericht meiner eigenen, hauptsächlich nach diesen beiden Richtungen hin angestellten Versuche zu zeigen haben.

I. Bedingungen der Keimung einiger Farnsporenarten in Licht und Dunkelheit.

Meine Versuche mit Farnsporen ergaben, daß deren Verhalten bezüglich der Keimung in völliger Dunkelheit je nach ihrem Alter und der Spezies ein grundverschiedenes ist. Zur Anwendung kamen:

1. Frische Sporen von

Osmunda regalis

Polypodium Dryopteris

Aspidium filix mas
Aspidium spinulosum
Aspidium aculeatum
Pteris cretica
Pteris aquilina
Scolopendrium officinarum
Balantium antarcticum
Asplenium lucidum

2. Anderthalb- bis zweijährige Sporen von
Aspidium filix mas
Alsophila australis
Polypodium aureum

3. Sechsjährige Sporen von
Aspidium filix mas
Aspidium angulare
Mohria caffrorum
Alsophila procera
Dicksonia Wendlandi
Lygodium pinnatifidum

Von sämtlichen erwähnten Spezies zeigt *Osmunda regalis* in der Art der Keimung im Dunkeln ein besonders charakteristisches Verhalten, das offenbar mit seinem auffallend reichlichen Chlorophyllgehalt ursächlich zusammenhängt. Weil außerdem die Keimung sämtlicher übrigen untersuchten Arten im wesentlichen stets mehr oder weniger übereinstimmt, so möchte ich *Osmunda* an die Spitze meiner Schilderung stellen und vollkommen getrennt behandeln.

A. *Osmunda regalis.*

Angewandt wurden vollkommen frisch gesammelte Sporen. Diese unterscheiden sich von den meisten übrigen Farnsporen durch ihre leichte Keimfähigkeit in Aqua destillata bei Belichtung. Im Gegensatz zu den meisten andern können sie unter diesen Bedingungen bereits nach zwei Tagen in Zellteilung eintreten, die bis zur Bildung von etwa 5—6 Zellen und Rhizoid vorschreiten kann. Sogar in vollkommener Dunkelheit sind die frischen *Osmunda*-Sporen in destilliertem Wasser zur Keimung fähig. Allerdings bleibt im Dunkeln der Zellenkörper meist ungeteilt; nur selten werden bei der Keimung einzelne Teilungen beobachtet, d. h. die Keimung besteht hier im wesentlichen nur in einem Platzen der Exine.

Es zeigte sich nun — und dies bedeutet für *Osmunda regalis*-Sporen einen zweiten, charakteristischen Unterschied von sämtlichen übrigen — daß sie im Dunkeln in destilliertem Wasser bei der Keimung Stärke bilden. Diese Tatsache ist insofern interessant, als eine ähnliche Erscheinung bereits von N. Schulz an einer auch von Forest Heald untersuchten Farnsporenart, *Ceratopteris thalictroides*, beobachtet wurde. Auch die Sporen dieses Farnes, die ja, wie

Forest Heald fand und Schulz bestätigte, nur bei höherer Temperatur im Dunkeln zu keimen imstande sind, bilden bei 30° in völliger Dunkelheit bereits nach drei Tagen — also bei Beginn der Keimung — reichlich Stärke aus, während bei 20 Grad am Licht ausgesäte Sporen erst am zwölften Tage Stärkebildung zeigen. — Auch bei den Sporen von *Osmunda regalis* ließ sich durch Behandlung mit Chloraljod konstatieren, daß die ungekeimten Sporen vollkommen von Stärke frei waren und daß sich nur dort Stärke zeigte, wo sie mindestens in das erste Stadium der Keimung eingetreten waren, d. h. wo die Exine bereits geplatzt war. Die Stärkebildung erfolgt immer und unter allen Bedingungen, welche die Keimung zulassen, sowohl in destilliertem Wasser, wie in Lösungen von Metallsalzen usw., von deren Wirkung später noch die Rede sein wird. Im weiteren Verlauf der Keimung wird nun die gebildete Stärke von den Sporen jedenfalls zum Stoffaufbau verwendet, denn nach einiger Zeit ist sie meist wieder verschwunden. So bildeten die Sporen zum Beispiel in dem fast unlöslichen Eisenphosphat 5—6 Zellen, die nach $1^1/_2$ Wochen mit Stärke noch reichlich versehen waren. Nach $1^1/_2$ Monaten war keine Stärke mehr nachweisbar und das Wachstum der Kulturen damit beschlossen.

In Glucose als Nährlösung tritt — im Gegensatz zu den Moossporen und in Übereinstimmung mit sämtlichen andern von mir untersuchten Farnsporen — keine Aufnahme und Kondensierung des Traubenzuckers zu Stärke, d. h. also auch keine Vermehrung der in den gekeimten Sporen enthaltenen Stärke ein. Im Gegenteil, die Keimung ist hier, wie aus Tab. II ersichtlich, sogar prozentual geringer, als in den angewandten Mineralsalzen.

Hiernach lag die Annahme nahe, daß die Stärkequelle für die Keimung in den Sporen selbst zu suchen ist, d. h. daß die Spore selbst irgend ein Kohlehydrat in sich enthalten muß, welches bei der Keimung von der Spore zu Stärke kondensiert wird. — Der Nachweis eines solchen Kohlehydrates ist bisher nicht gelungen: Ein wässriges Extrakt zerriebenen Sporenmaterials gab auch nach Behandlung mit Invertin oder Kochen mit verdünnter Säure nur negative Resultate bei der Prüfung mit Fehlingscher Lösung. Gleichwohl werden die oben geschilderten Keimungsvorgänge nicht anders als durch die Annahme eines in den Sporen enthaltenen Kohlehydrates zu erklären sein.

Die Keimung in Aqua destillata steht derjenigen in anorganischen Salzen oder chemischen Reizmitteln bedeutend nach. In destilliertem Wasser trat die Keimung erst nach etwa 20 Tagen ein und ging nur selten bis zur Bildung von Zellwänden; in den genannten Lösungen kommt es stets bis zur Bildung mehrerer Zellen.

Es zeigt sich bei der Anwendung von Nährsalzen für *Osmunda*-Sporen als Bedingung der Keimung im Dunkeln, daß jene in ziemlich verdünnten Lösungen angewandt wurden. Während ich z. B. im Lichte mit genannten Sporen in 2 % Knopscher Nährlösung bereits in zwei Tagen das Anfangsstadium der Keimung beobachtete und nach einiger Zeit stattliche Prothallien erhielt, trat im Dunkeln bei dieser Konzentration überhaupt keine Keimung

mehr ein (siehe Tab. I). Das Optimum der Keimung in Knopscher Nährlösung liegt bei Dunkelkulturen etwa bei 0,06 %. Bei dieser Konzentration tritt in der Spore bald Zellteilung ein, die allerdings hier nur etwa bis zur Bildung von 3—4 Zellen vorschritt.

Besser als in Knopscher Nährlösung war die Keimung in den Lösungen der einzelnen Bestandteile, z. B. in 0,01 % $MgSO_4$ und 0,01 % $Ca(NO_3)_2$, besonders gut aber in 0,01 % K_3PO_4 (siehe Tab. II).

Während ich in 0,01 % Knop nach 12 Tagen erst bei etwa 30 % Sporen eine Keimung mit durchschnittlich drei Zellen beobachtete, waren in 0,01 % K_3PO_4 nach derselben Zeit bereits 80 % Sporen mit 5—6 Zellen gekeimt, ein Resultat, das bei keinem anderen Nährsalze zu erzielen war. Da nun Trikaliumphosphat sehr leicht in Mono- und Dikaliumphosphat zerfällt und auch in dem von mir angewandten Material, wie wenigstens aus der sauren Reaktion der Lösung hervorging, bereits Zerfallsprodukte vorlagen, prüfte ich auch die Wirkung der beiden anderen Kaliumphosphate. Die Resultate mit Mono- und Dikaliumphosphat waren unter einander gleich, aber nicht so günstig, wie die mit Trikaliumphosphat. Die Versuche beweisen also, daß bei den erstgenannten Experimenten das unzersetzte Trikaliumphosphat das wirksame Agens gewesen ist.

Was nun fernerhin den Einfluß organischer Substanzen auf die Keimung der *Osmunda*-Sporen im Dunkeln anlangt, so haben wir schon oben gesehen, daß Glucose keinen besonders fördernden Einfluß auf die Keimung hat. Es wurden vorzugsweise andere organische Verbindungen in ihrer Wirkung auf *Osmunda*-Sporen näher geprüft, und zwar einige organische Eisensalze wie Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Am. Citr., die auch die Keimung einiger von mir untersuchter *Bryophyten* im Dunkeln günstig beeinflussen. Auch bei den *Osmunda*-Sporen läßt sich derselbe günstige Einfluß — sogar in noch stärkerem Grade als bei den Moosen — konstatieren; ich erzielte z. B. mit 0,01 % Ferr. Am. Citr. ein noch etwas günstigeres Resultat als mit dem fast unlöslichen phosphorsauren Eisen (siehe Tab. II).

Nach allem Gesagtem wird also die Keimung der *Osmunda*-Sporen im Dunkeln besonders befördert durch K_3PO_4, $Fe_2PO_4 + 8H_2O$ und einige organische Eisensalze.

Andererseits geht selbst im günstigsten Falle (z. B. bei Verwendung von 0,01 % K_3PO_4) das Wachstum nur bis zur Bildung von etwa 6 Zellen und endet, wenn die zu Anfang gebildete Stärke im Dunkeln schwindet,

Die ganze Art der Keimung und besonders der überaus günstige Ausfall der Keimung in dem beinahe unlöslichen Eisenphosphat brachten auf den Gedanken, daß vielleicht auch die bekannten üblichen Reizmittel imstande wären, die *Osmunda*-Sporen im Dunkeln zur Keimung und Zellteilung anzuregen. — Diese Vermutung bestätigte sich.

So trat z. B. in 0,001 % Fe_2Cl_6 bereits nach 4 Tagen die Keimung ein, und nach 12 Tagen waren schon gegen 70 % mit durchschnittlich 4 Zellen gekeimt, ein Resultat, das etwa dem in

Eisenphosphat gleichkommt. Dasselbe günstige Resultat erhielt ich mit 0,001 % $FeSO_4$.

Nach Forest Heald sind sämtliche Farnsporen, zum mindesten aber die von ihm untersuchten Arten, im Dunkeln nur durch höhere Temperatur, d. h. etwa 30 ° C., zum Keimen zu bringen. — Daß dies für *Osmunda*-Sporen nicht zutreffend ist, geht bereits aus dem Obengesagten hervor, da die geschilderten Versuche stets bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (19—21 ° C.) angestellt wurden. Um weiterhin den Einfluß höherer Temperaturen auf die Keimung der *Osmunda*-Sporen im Dunkeln zu untersuchen, setzte ich mit sämtlichen von mir angewandten Kulturmedien Parallelkulturen bei 30 ° C. an. Aus diesen ersah ich, daß die Keimung bei 30 ° meist etwas eher eintritt, als bei gewöhnlicher Temperatur; das Endresultat aber war dasselbe wie bei den andern Versuchen, d. h. die Keimung schreitet auch bei höherer Temperatur nicht weiter fort als zur Bildung von 5—6 Zellen; ihr Eintritt wird zwar durch höhere Temperatur ein wenig beschleunigt, für den weiteren Verlauf der Entwicklung aber ist sie bedeutungslos.

Von wesentlichem Einfluß auf die Keimung nicht nur der *Osmunda*-Sporen, sondern auch sämtlicher anderen Farnsporenarten im Dunkeln ist das Alter des betreffenden Sporenmaterials.

Sämtliche oben beschriebenen Versuche sind mit frisch gesammelten *Osmunda*-Sporen angestellt worden. Es ließ sich nun zeigen, daß die *Osmunda*-Sporen, jedenfalls infolge ihres starken Chlorophyllgehaltes und vielleicht auch wegen ihrer ungewöhnlich zarten Exine, ihre Keimfähigkeit sehr schnell verlieren. Dieser Verlust der Keimfähigkeit stellt sich nun, wie ich konstatierte, zuerst im Dunkeln und erst bedeutend später im Licht ein. Während bei Dunkelkulturen bereits zwei Monate nach der Ernte die Sporen keine Keimungserscheinungen mehr beobachten ließen, erhielt ich bei Kultur am Licht selbst bei Sporen, die schon vier Monate alt waren, noch gute Prothallien und bei Anwendung besonders nährkräftiger Lösungen (1 % Knop) sogar noch nach fünf Monaten, allerdings in letzterem Fall erst ein bis zwei Wochen nach der Aussaat und überdies nur an zirka 30 % der verwendeten Sporen. Es ist also bei so altem Material die Keimkraft bereits stark im Schwinden begriffen.

Beachtenswert ist, daß die Keimfähigkeit besser erhalten bleibt, wenn die Sporen vor der Aussaat am Licht nicht in lufttrockenem Zustande aufbewahrt werden, sondern in Flüssigkeit — etwa destillierten Wassern — liegen bleiben.[1])

So erhielt ich an Sporen, die zwei Monate lufttrocken aufbewahrt und dann im Dunkeln auf vier weitere Monate in destilliertes Wasser gebracht worden waren, schon nach drei Tagen noch auffallend reichliche Keimungen (80 %), sobald die Sporenkulturen ans Licht gebracht wurden. Entsprechend den oben mitgeteilten

---

[1]) N.B. Vorausgesetzt natürlich, daß ihr Alter wenigstens zwei Monate beträgt, da sonst Keimung eintreten würde, und daß man sie in völlige Dunkelheit bringt.

Erfahrungen waren an den Dunkelkulturen keinerlei Keimungserscheinungen wahrnehmbar geworden. Die Resultate des letztgenannten Versuchs im Vergleich mit den fünf Monate alten, lufttrocken gebliebenen Sporen lassen die günstige Wirkung des Aufenthalts im Feuchten ohne weiteres erkennen.

B. Bedingungen und Art der Keimung einiger Polypodiaceen.[2])

Von den Sporen der hier in Betracht kommenden Arten unterscheiden sich die *Osmunda*-Sporen durch ihr schön grünes Aussehen, das von vornherein auf einen reichen Chlorophyllgehalt schließen läßt, und durch die zarte Exine. — Alle übrigen sind mit einer ziemlich festen, von einem braunen oder gelben Farbstoff imprägnierten Cuticula versehen, dank deren sie gegen Trockenheit und andere äußere Einflüsse bedeutend widerstandsfähiger sind und demnach auch ihre Keimfähigkeit im Licht wie im Dunkeln bedeutend länger behalten, als die empfindlichen *Osmunda*-Sporen. Diesen Gegensatz betont schon Sadebeck in seiner 1881 im Handbuch der Botanik von A. Schenk erschienenen Arbeit über die Gefäßkryptogamen; er konstatiert dort die Tatsache, daß Farnwedel, welche zehn bis zwanzig Jahre im Herbarium aufbewahrt worden waren, noch keimfähige Sporen enthielten, während die grünen Sporen der Osmundaceen nach ihm nur wenige Tage ihre Keimfähigkeit behalten sollen. Wenn nun auch die letzte Tatsache meinen oben bereits mitgeteilten Versuchsresultaten über *Osmunda regalis* nicht ganz entspricht, so glaube ich doch, nach meinen im folgenden noch zu schildernden Erfahrungen an Farnsporen oben geschilderter Art, daß diese wohl bisweilen ein derart hohes Alter erreichen können.

Auch ich stellte mit sechs derartigen Arten, die mir von Herrn Professor Klebs gütigst zur Verfügung gestellt und von ihm im Jahre 1898 im botanischen Garten zu Kew in England gesammelt worden waren, und so zur Zeit meiner Versuche (a. 1904) bereits ein Alter von zirka 6 Jahren hatten, einige Keimungsversuche im Licht und Dunkeln an. Es zeigte sich, daß hier trotz des hohen Alters die Keimfähigkeit, wenigstens bei Aussaat im Licht, bei einigen Arten noch nachweisbar war: Es gelang, an zwei Arten (*Mohria caffrorum* und *Lygodium pinnatifidum*) in 1 % bis 0,1 % Knop bei Aussaat am Licht noch Keimfähigkeit nachzuweisen. Bei den vier andern Arten allerdings, *Aspidium filix mas, Aspidium angulare, Alsophila procera* und *Dicksonia Wendlandi,* verliefen alle Versuche resultatlos. In völliger Dunkelheit jedoch war keine dieser sechs Arten mehr imstande zu keimen; es scheint also auch hier, wie bei *Osmunda*-Sporen, die Keimkraft zuerst im Dunkeln zu schwinden.

Von den meisten andern Arten lag mir nur minder altes, anderthalb- bis zweijähriges und frisch gesammeltes Material vor; es wird sich jedoch annehmen lassen, daß auch bei ihnen die Keimkraft sich ungleich besser konserviert als bei *Osmunda*-Sporen. Vergleichende Versuche mit anderthalb- bis zweijährigem Sporenmaterial in Halle

---

[2]) Angabe der hier in Betracht kommenden Arten siehe Einleitung.

kultivierter Arten ließen selbst bei Dunkelkulturen — mit Ausnahme von *Alsophila australis* — noch die Keimfähigkeit der ausgesäten Sporen nachweisen, so daß diese Arten auch hinsichtlich ihres Verhaltens im Dunkeln durch ihre hohe, gut konservierte Keimkraft sich von *Osmunda*sporen unterscheiden.

Ein zweiter charakteristischer Unterschied ist der, daß keine der untersuchten Arten im Dunkeln Stärke zu bilden vermag weder wie *Osmunda* aus gespeicherten löslichen Kohlehydraten, noch wie die Moose unter Verwendung des von außen zugeführten Zuckermaterials. Sogar gekeimte Sporen von *Pteris aquilina, Scolopendrium officinarum, Aspidium filix mas* usw., die ich in Glucose oder auf Agar + Glucose brachte, vermochten ebenso wenig wie *Osmunda* Glucose aus dem Substrat aufzunehmen und zu Stärke zu kondensieren.

In dem folgenden Teil meiner Abhandlung kommen nun nur noch die oben angegebenen, frischen und anderthalb- bis zweijährigen Arten in Betracht.

Wir wollen zunächst konstatieren, unter welchen Bedingungen die Sporen keimen, in welchem Grade ihre Keimfähigkeit sich unter verschiedenen Bedingungen betätigt, über die unter verschiedenen Bedingungen ungleiche Geschwindigkeit ihrer Entwicklung berichten und in einem letzten Abschnitt über allerhand morphologische und anatomische Erscheinungen, die an den Sporen und jungen Pflanzen beobachtet wurden, Bericht erstatten.

1. Einfluß des Lichtes und der Temperatur.

Von hervorragendem Einfluß auf die Keimung der Sporen ist die Einwirkung des Lichts insofern, als bei Licht die Keimung im allgemeinen schneller eintritt und reichlicher ausfällt als im Dunkeln. Die Frage ist von den Autoren, die sich bisher experimentell mit der Keimung der Farnsporen beschäftigt haben, wiederholt geprüft worden, und wir haben bereits in der Einleitung die Ergebnisse der hauptsächlichsten über diesen Gegenstand handelnden Arbeiten des Näheren kennen gelernt.

Meine eignen Untersuchungsresultate bezüglich des Einflusses des Lichts auf die Farnsporenkeimung decken sich mit den Angaben früherer Autoren nur zum Teil und sind folgende:

Auch bei sonst gleichen äußeren Bedingungen ist die Zahl der in völliger Dunkelheit keimenden Sporen, d. h. ihre Keimkraft bei Lichtabschluß, eine ungleiche. Bei weitem am besten keimten im Dunkeln die Sporen von *Pteris aquilina* und *Scolopendrium officinarum:* im Verhältnis zu diesen beiden Arten ist die Keimkraft der folgenden: *Aspidium filix mas, Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica* bei Kultur im Dunkeln schon bedeutend geringer, aber doch stets noch ganz gut nachweisbar. Eine ganz vereinzelte Keimung bei Kultur im Dunkeln wurde an Sporen von *Aspidium aculeatum, Aspidium spinulosum* und *Balantium antarcticum* beobachtet. Niemals habe ich in völliger Dunkelheit zum Keimen bringen können die Arten: *Asplenium lucidum, Alsophila australis* und *Polypodium aureum.*

Nach dem Prozentsatz der keimenden Sporen sind die Arten in Tab. III geordnet. In ihr verdanken vielleicht *Polypodium aureum* und *Alsophila australis* ihre Stellung zum Teil dem Einfluß des Alters.

Diese Ergebnisse bestätigen also die Angaben Scheltings, bezüglich der Keimung von *Pteris aquilina* und *Aspidium filix mas* in völliger Dunkelheit, widersprechen denen von Schmidt, der behauptete, daß *Aspidium filix mas* im Dunkeln nicht zu keimen imstande sei.

Vor allem aber, und darauf möchte ich hier noch einmal besonders hinweisen, zeigen sie, daß sich die Farnsporen in Bezug auf ihre Keimungsenergie in völliger Dunkelheit grundverschieden verhalten; *Pteris aquilina* und *Scolopendrium officinarum* übertreffen bezüglich ihrer Keimkraft bei Lichtabschluß die übrigen Arten bei weitem. — Der Satz von N. Schulz: „Farnsporen keimen nur im Lichte“, ist also — in dieser Allgemeinheit ausgesprochen — falsch. Auch die Behauptung von Forest Heald: „Farne seien im Dunkeln nur bei höherer Temperatnr zu keimen imstande“, hat sich durch meine Versuche — wenigstens an den von mir untersuchten Arten — nicht bestätigt.

Eine befördernde Wirkung auf die Keimung im Dunkeln ließ sich durch Erhöhung der Temperatur bei keiner der angewandten Farnsporenarten erzielen. Bei 25° war bezüglich des Prozentsatzes und des Eintritts der Keimung gegenüber den bei gewöhnlicher Temperatur (19—21°) erzielten Resultaten noch kein großer Unterschied zu konstatieren. Bei 30° habe ich bei einigen Arten (*Pteris aquilina, Aspidium filix mas, Aspidium spinulosum* und *Polypodium Dryopteris*) eine Verhinderung, bei anderen, besonders *Balantium antarcticum,* wenigstens eine Verlangsamung der Keimung beobachtet.

2. Einfluß der Konzentration und des osmotischen Druckes.

Die Konzentration der angewandten Nährlösung ist bei Keimungsversuchen, die bei Abschluß des Lichtes angestellt wurden, von großer Bedeutung. Es hat sich herausgestellt, daß, ähnlich wie bei *Osmunda,* auch bei den anderen untersuchten Arten das Maximum der Konzentration, das von den Sporen ertragen wird, verschieden hoch liegt, jenachdem man die Sporen im Dunkeln oder am Licht aussät. Ähnliche Verschiebungen erfährt die Lage des Optimums. So liegt z. B. bei der Kultur in Knopscher Nährlösung das Optimum im Dunkeln meist bei ca. 0,1 %, also etwas höher als bei *Osmunda regalis*-Sporen; in 1 % Knopscher Nährlösung tritt zwar noch eine Keimung ein, aber langsamer und nur bei verhältnismäßig wenig Sporen. In 2,5 % Knopscher Nährlösung, bei den meisten Arten schon bei 2 %, ist im Dunkeln überhaupt keine Keimung mehr zu konstatieren. — Aber auch bei 2 % Knop ist bei den widerstandsfähigen Arten (*Pteris aquilina*) die Keimung nicht mehr normal; bei 0,1 % Knop werden im Dunkeln ziemlich lange Keimschläuche gebildet, in 2 % nur noch Rhizoiden.

Im Gegensatz hierzu liegt bei Kultur der meisten Farnsporen im Licht das Maximum der Keimung etwa bei 4 %. Freilich verhalten sich auch hierin die einzelnen untersuchten Spezies verschieden;

Polypodium Dryopteris und *Alsophila australis* zeigen schon bei 3 % Knop eine ganz anormale und bei 4 % Knop überhaupt keine Keimung mehr, während *Pteris aquilina* in 3 % Knop noch ganz normal keimt und erst in 4 % Knop einige unten noch näher zu besprechende anormale Keimungserscheinungen beobachten läßt. Bei 4,5 % Knop hört dann auch bei dieser Art die Keimung auf.

Um nun zu sehen, ob bei den im vorigen Kapitel geschilderten Versuchen die beschriebenen Keimungsvorgänge mehr der osmotischen Druckwirkung der Knopschen Nährlösung zuzuschreiben sind als ihrem chemischen Charakter, untersuchte ich zunächst die osmotische Wirkung einiger Salze auf die Keimung der Farnsporen in Licht und Dunkelheit. Die Versuche wurden mit *Pteris aquilina*-Sporen, und zwar mit Normallösungen von KNO_3, $MgSO_4$ und $NaCl$ ausgeführt; es ergab sich (siehe Tabelle IV), daß die Keimung in verschiedenen Konzentrationen der einzelnen angewandten Nährsalze auch prozentual verschieden war, daß aber zwischen den isotonischen Lösungen verschiedener Salze bezüglich des Prozentsatzes der gekeimten Sporen fast keine Übereinstimmung herrschte. So trat z. B. in KNO_3 0,005 N nach zehntägiger Kultur im Licht bei fast sämtlichen Sporen — 95 % — Keimung ein, während in der isotonischen Lösung von $MgSO_4$ nur 75 %, von NaCl nur 85 % der ausgesäten Sporen gekeimt waren. — Noch auffälligere Unterschiede im Prozentsatz der gekeimten Sporen traten uns bei Kultur auf isotonischen Lösungen genannter drei Salze im Dunkeln entgegen; auf KNO_3 0,005 N waren hier nach zehn Tagen ebenfalls fast sämtliche Sporen — 97 % — gekeimt, während in $MgSO_4$ 0,005 N nur bei 30 %, in NaCl 0,005 N nur bei 40 % Sporen Keimung beobachtet wurde. Das besagt; daß die Keimung zwar von der osmotischen Wirkung der einzelnen chemischen Substanzen nicht unabhängig ist, daß sie aber besonders vom chemischen Charakter der einzelnen Agentien beeinflußt wird.

3. Einfluß chemischer Stoffe.

Eine auffallende Steigerung des Wachstums ließ sich, wie bei *Osmunda*, so auch bei den meisten übrigen Farnsporenarten durch Zusatz gewisser organischer Eisensalze, Ferr. Amm. Citr. Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr. erzielen. So erschienen z. B. die Dunkel-Kulturen von *Pteris aquilina* oder *Scolopendrium officinarum* auf 0,01 % Ferr. Am. Citr. bereits nach drei Wochen wie von einem dichten, mycelartigen, nahezu farblosen Rasen überzogen; es waren nach dieser Zeit etwa 95 % Sporen mit Keimschläuchen und Rhizoiden gekeimt.

Was die Einwirkung von Kohlehydraten, insbesondere von Glucose auf die Keimung anbelangt, so läßt sich wiederum sagen, daß Glucose auf keine der untersuchten Arten eine sonderlich fördernde Wirkung hat. In einigen Fällen (z. B. bei *Pteris aquilina* und *Scolopendrium officinarum)* habe ich zwar in Glucose 1 % Keimung beobachtet, doch ist dieselbe, sowohl was den Prozentsatz der gekeimten Sporen anlangt, als auch die Anzahl der gebildeten

Zellen, bedeutend schlechter als in Mineralsalzen. (z. B. in 0,1 % Knop); eine Aufnahme und Kondensierung von Glucose und Stärke findet in keinem Falle statt; überhaupt habe ich bei keiner dieser Arten bei der Keimung im Dunkeln eine Stärkebildung, wie wir sie bei den *Osmunda*-Sporen kennen gelernt haben, beobachtet.

Ferner wäre noch kurz auf die Wirkung von Nitraten, besonders KNO_3, $Ca(NO_3)_2$ und $NaNO_3$ zu verweisen. Es ließ sich zeigen, daß die Gegenwart schon geringer Mengen von Nitraten besonders bei einer Spezies *(Pteris aquilina)* ausreichte, um gewisse formative Prozesse bei der Keimung in bestimmtem Sinne zu beeinflussen. Da jedoch für die zunächst vorliegende Frage, ob überhaupt Keimung eintritt oder nicht und wie hoch der Prozentsatz der keimenden Sporen ist, die Wirkung der Nitrate nicht in besonderem Grade in Betracht kommt, verschieben wir ihre Besprechung auf das letzte Kapitel „Bedingungen der Keimschlauch- und Rhizoidbildungen."

Zum Schluß möchte ich noch einige Worte über den Einfluß der üblichen chemischen Reizmittel auf die Keimung der hier in Betracht kommenden Farnsporen sagen. Während es mir bei *Osmunda regalis* gelang, die Keimung im Dunkeln, z. B. durch Kultivieren auf einer Lösung von 0,001 % Fe_2Cl_6, zu beschleunigen und in jeder Beziehung günstig zu beeinflussen, waren meine Versuche, die übrigen Farnsporenarten mit Eisenchlorid im Dunkeln zum Keimen anzuregen, erfolglos. Auch Lösungen von Metallen (Cu oder Fe) vermochten nicht, die nach meinen bisherigen Ergebnissen im Dunkeln nicht keimfähigen Arten *(Alsophila australis, Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum)* zum Keimen zu bringen. —

4. Chlorophyll-Bildung und Verteilung.

Sät man Farnsporen im Dunkeln aus, so entstehen — geeignete Ernährungsverhältnisse vorausgesetzt — grüne Keimschläuche. Ihr Gehalt an Chlorophyll entstammt den Sporen selbst. Obwohl von den Farnen gelegentlich behauptet worden ist, daß sie im Dunkeln Chlorophyll entwickeln können, gaben mir meine Kulturversuche von Farnsporen im Dunkeln keine Anhaltspunkte für die Annahme, daß bei der Entwicklung grüner Keimschläuche im Dunkeln Neubildung von Chlorophyll stattfände. Man sieht sofort nach der Keimung das Chlorophyll in den Keimschlauch wandern, der bei den meisten Arten eine grüne Färbung annimmt.

Daß die ungekeimten Sporen tatsächlich meist reichlich Chlorophyll enthalten, ergab sich aus der spektroskopischen Untersuchung des Sporenextraktes (in Alkohol) von *Aspidium filix mas* und *Pteris aquilina* nach vorheriger sorgfältiger Trennung der Sporen von den Sporogonen. Bei manchen andern Arten, besonders *Polypodium Dryopteris*, erschwerte die braune Farbe des Extraktes, die durch teilweise Lösung des Farbstoffes der Sporenexine entstand, die Prüfung auf Chlorophyll.

Daß nun außer dem in den Sporen enthaltenen Chlorophyll, das im ersten Stadium der Keimung aus dieser in den Keimschlauch

wandert, bei Kultivierung im Dunkeln keine Neubildung von Chlorophyll stattfindet, ergibt sich aus folgender Beobachtung:

Werden junge Keimpflanzen — insbesondere solche von *Pteris aquilina, Scolopendrium officinarum, Aspidium filix mas* oder *Pteris cretica* — längere Zeit im Dunkeln fortkultiviert, so wächst der Keimschlauch nicht unbeträchtlich in die Länge, sein Chlorophyll bleibt dabei dauernd in gehäuften Massen unmittelbar an der Spitze des Keimschlauches vereinigt, die somit ganz mit Chloroplasten vollgepfropft erscheint, während der basale Anteil völlig chlorophyllfrei ist. Es bildet sich dabei meist nur eine Zellwand, welche die mit Chlorophyll gefüllten Spitzenzellen abgrenzt, und eine weitere in dem basalen, chlorophyllfreien Teile des Keimschlauches. Eine Bildung von acht Zellen, wie sie Schellting — der ja auch zwei der vier oben von mir genannten Arten (*Pteris aquilina* und *Aspidium filix mas*) zu seinen Untersuchungen benutzte — beobachtet haben will, habe ich bei diesen Farnsporenarten nie gesehen.

In noch späteren Phasen sieht man nun, daß sich der Keimschlauch septiert; es entsteht eine kleine mit Chloroplasten gefüllte Spitzenzelle und ein großes, basales, farbloses Schlauchstück. Offenbar handelt es sich bei dieser Wandbildung um eine sogenannte Kappenbildung, durch die sich das nach der Spitze des Keimschlauches hin zusammengezogene Protoplasma abgrenzt. (Siehe Figur 1.)



Fig. I. Spore von *Pteris aquilina* nach dreimonatlicher Kultur in 0,1 % Knop im Dunkeln.

Noch später, wenn die Kultur ans Licht gebracht wird, sehen wir, daß das basale, farblose Ende kollabiert und zu Grunde geht, während die grüne Spitzenzelle wächst und in Zellteilung eintritt. Verbleibt die Kultur noch längere Zeit im Dunkeln, so sehen wir früher oder später das Chlorophyll der grünen Endzelle degenerieren. Bringt man die farblos gewordenen Schläuche rechtzeitig ans Licht, so kann man ihre Spitzenzellen von neuem ergrünen sehen. Diese Umwandlung von grünen Chromatophoren in farblose und die Rück-

verwandlung der farblos gewordenen Chromatophoren in grün pigmentierte dürften einiges Interesse auch vom Standpunkte der allgemeinen Zellenphysiologie verdienen. Wir verweisen hier auf die Resultate Zumsteins (1900 S. 149) und Karstens (1901 S. 404), welche in grünen Flagellaten und in braunen Diatomeen die gefärbten Chromatophoren unter geeigneten Ernährungsbedingungen farblos werden sahen, und auf die Erfahrungen von Haberlandt (1902 S. 69), der an isolierten Zellen von *Lamium pupureum* bei Kultur in Knopscher Nährlösung die Chlorophyllkörner zu kleinen, Leukoplasten ähnlichen Gebilden sich verwandeln sah; die Rückverwandlung von Leukoplasten zu grünen Gebilden konnte Zumstein an seinem Objekte *(Euglena gracilis)* ebenfalls studieren. Die



Fig. II. *Balantium antarcticum*-Spore in 0,1 % Knop nach einmonatlicher Kultur im Dunkeln.

im obigen geschilderte Kappenbildung und das lange Auswachsen des Keimschlauches bei Kultivierung von Farnsporen in völliger Dunkelheit läßt sich besonders gut an den schon genannten Arten, *Pteris aquilina*, *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas* und *Pteris cretica* studieren und scheint für die Keimung der meisten Farnsporenarten im Dunkeln typisch zu sein. Unter den zahlreichen, von mir untersuchten Arten zeigt nur *Balantium antarcticum* ein etwas abweichendes Verhalten insofern, als der Keimschlauch hier nicht so lang auswächst und auch in völliger Dunkelheit einige chlorophyllhaltige Zellen zu bilden imstande ist. (Siehe Fig. 2.)

Leider habe ich den Chlorophyllgehalt dieser Art infolge Mangels an Sporen nicht auf spektroskopischem Wege feststellen können. Ob hier vielleicht außerdem im Gegensatz zu den meisten anderen Farnsporenarten eine geringe Neubildung von Chlorophyll im Dunkeln vorlag, ließ sich ebenfalls nicht konstatieren.

Die Sporen von *Polypodium Dryopteris* wichen nur insofern von dem oben geschilderten Typus ab, als ihre Keimschläuche im

Dunkeln ziemlich kurz blieben (siehe Fig. 3). Im übrigen stimmt ihre Keimung mit der Art der übrigen überein; auch hier ist also eine Neubildung von Chlorophyll ausgeschlossen.

Endlich wurden noch einige Beobachtungen über den Einfluß von Metallen auf die Chromatophoren angestellt. Es stellte sich heraus, daß sowohl in Eisen- wie in Kupferwasser[1]) bei Kultur am Licht die Keimschläuche nahezu farblos waren; es hatte also offenbar eine weitgehende Zerstörung des Chlorophylls und keine Neubildung stattgefunden. Dasselbe Resultat ließ sich auch bei Kultur in Leitungswasser erzielen, dessen Wirkung vermutlich auf seinen geringen Cu- oder Fe-gehalt zurückzuführen ist. Statt der gewöhnlich auftretenden grünen Chromatophoren fanden sich in allen diesen Kulturen in den sonst normal entwickelten Keimschläuchen große, farblose, lichtbrechende Körper, die sich bei näherer Untersuchung als ansehnliche Stärkekörner herausstellten.

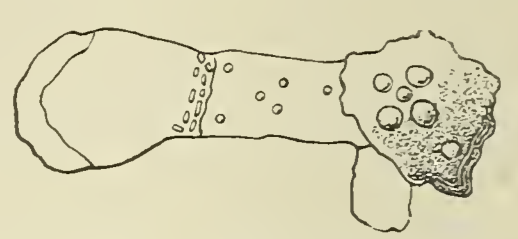


Fig. III. *Polypodium Dryopteris*-Spore in 0,01 % Knop nach $1\frac{1}{2}$ monatlicher Kultur im Dunkeln.

3. Deformationen von Rhizoiden und Keimschläuchen.

Bei Kultur von *Pteris aquilina* in sehr verdünnten Lösungen (Aqua destillata) oder besonders hohen Konzentrationen Knopscher

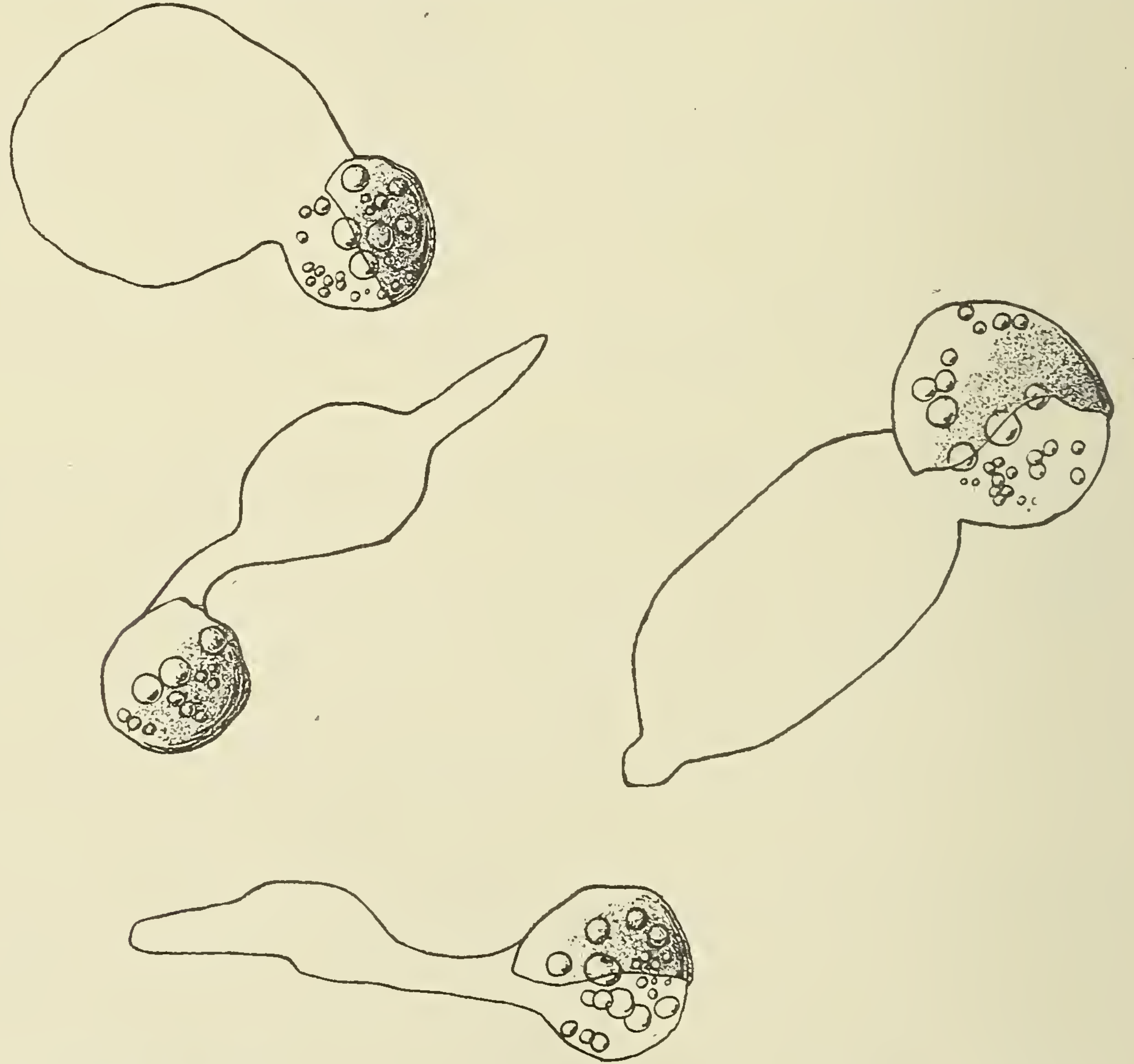


Fig. IV. *Pteris aquilina*-Sporen mit hypertrophisch erweiterten Rhizoiden nach einmonatlicher Kultur in Aqua dest. im Licht.

[1]) Weitere Literatur bei E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, S. 37.

Nährlösung zeigten die Rhizoiden nicht ihre normale zylindrische Form, sondern waren an den Spitzen breiter oder kugelförmig aufgetrieben. Es handelt sich hier um die bekannten, an Wurzelhaaren, Pilzhyphen, Siphoneen oftmals beobachteten Deformationen, die bei extremer Ausbildung in Kugelform erscheinen können. Ähnliche Formen, wie sie Fr. Schwarz (1883)[1]) an Wurzelhaaren beobachtete, erzielen wir bei Kultur in Aqua destillata an den Rhizoiden der Farne. (Siehe Fig. 4.)

Mit diesen mißgestalteten Rhizoiden vergleichen möchten wir gewöhnliche Deformationen, die bei Kultur in hochprozentiger Nährlösung (4 % Knop), in der ja die Rhizoidbildung fast vollständig unterdrückt ist, an Keimschläuchen sich beobachten ließen. Hier sehen wir den Inhalt der Spore als grüne, kugelförmige Blase aus der geborstenen Sporenhaut sich vorwölben und zuweilen von dieser sich schließlich loslösen (Fig. 5 a und Fig. 5 b). Die meisten der isolierten grünen Kugeln erfuhren keine weitere Entwicklung; in wenigen Fällen entstanden durch Teilung aus ihnen kurze Zellenreihen oder kleine aus wenig Zellen gebildete Zellenplatten.



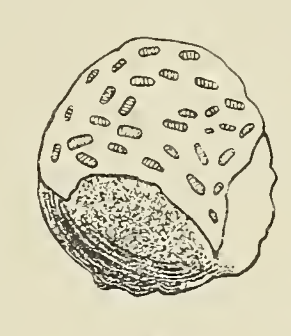


Fig. V. *Pteris aquilina*-Sporen nach zweimonatlicher Kultur in 4 % Knop im Licht; a) hypertrophisch erweiterter Keimschlauch; b) Zellinhalt im Loslösen von der Sporenhaut begriffen.

C. Über das Verhältnis von Keimschlauch- und Rhizoidbildung:

a) einiger Polypodiaceen bei Kultur in verschiedenen Konzentrationen Knopscher Nährlösung.

Die Keimung der Sporen und die morphologischen Charaktere der dabei entstehenden Keimschläuche und Rhizoiden sind bereits von zahlreichen Autoren ausführlich beschrieben worden. Eine zusammenfassende Darlegung, die hauptsächlich auf den an Gleicheniaceen und Osmundaceen gewonnenen Ergebnissen basiert, hat Sadebeck geliefert. Sadebeck spricht von den Veränderungen der Sporenhäute, der Veränderung des Zellinhaltes und von den frühzeitigen Teilungen der ganzen Zelle: „Durch den Teilungsvorgang im Innern der keimenden Spore ist in den meisten Fällen bereits die erste Haarwurzel von der primären Prothalliumzelle abgetrennt worden, die Haarwurzel erfährt im weiteren nur noch einige Längsstreckung, aus der ersten Prothalliumzelle dagegen entsteht ein Zellfaden oder eine Zellfläche oder auch ein Zellenkörper, Formen des Prothalliums, welche sich oft zu einer recht ansehnlichen Größe zu entwickeln vermögen.“

Speziell auf *Aspidium filix mas* beziehen sich die von Kny in den Erklärungen zu seinen Wandtafeln gelieferten Angaben und Abbildungen; an Sporenaussaaten wurde der Beginn der Keimung

nach 7—8 Tagen dadurch bemerkbar, daß die Innenhaut des Epispors gesprengt wurde. Im Zelleninhalt traten schon jetzt zahlreiche, scharf begrenzte Chlorophyllkörper hervor. Die Entwickelung des Prothalliums wird dadurch eingeleitet, daß an der noch ungeteilten Sporenzelle eine Hervorragung bemerkbar wird, die sich bald durch eine Querwand als erstes Wurzelhaar abgrenzt. Dasselbe ist chlorophyllfrei oder chlorophyllarm und dringt in den Boden ein. Nun streckt sich entweder die chlorophyllhaltige Zelle in einer dem ersten Wurzelhaar entgegengesetzten Richtung und erfährt Querfächerung, oder sie erzeugt, bevor dies geschieht, zunächst noch ein oder zwei neue Wurzelhaare. Zuweilen unterbleibt die Bildung von Wurzelhaaren an der unteren grünen Prothalliumzelle vollständig."

Es soll in den nachfolgenden Zeilen unsere Aufgabe sein, diese und ähnliche Angaben früherer Autoren zu vervollständigen. Kny kultivierte seine Sporen auf Sand oder Erde — wir werden sehen, daß die Prozesse der Keimung von den Kulturbedingungen weitgehend beeinflußt werden, und werden festzustellen versuchen, welche von den äußeren Bedingungen auf den einen oder anderen der geschilderten Wachstums- und Gestaltungsvorgänge von maßgebender Bedeutung ist.

Kny spricht von der Ausbildung einer sich streckenden und sich teilenden grünen Zelle und dem farblosen Wurzelhaar; wir ersehen aus seiner Schilderung, daß bei den von ihm gewählten Kulturbedingungen zuweilen nur der grüne Keimschlauch entstand und das Wurzelhaar — zunächst wenigstens — nicht zur Entwickelung kam.

Wir wollen versuchen, festzustellen, ob bei der Entscheidung der Frage: Keimschlauch oder Wurzelhaar? äußere Bedingungen mitwirken.

Es lassen sich nach meinen Erfahrungen vier verschiedene Typen der Keimung unterscheiden:

1. entweder es entsteht zuerst der grüne Keimschlauch und dann das Rhizoid,

2. oder es geht umgekehrt das Rhizoid in der Entwickelung dem grünen Keimschlauch voraus,

oder es finden die extremen Möglichkeiten ihre Verwirklichung, daß:

3. nur ein grüner Keimschlauch entsteht oder

4. nur ein Rhizoid.

Es mußte wünschenswert erscheinen, zu präzisieren, welchen äußeren Bedingungen diese Typen entsprechen. Bis zu einem gewissen Grade kann unsere Aufgabe als gelöst betrachtet werden; wenigstens ist es für einige Arten gelungen, die Bedingungen zu finden, unter welchen ein Rhizoid entsteht, die Bildung des Keimschlauchs aber unterdrückt wird. Weiterhin ließ sich ermitteln, unter welchen Bedingungen die Bildung des Rhizoids — unter Umständen um mehrere Wochen — der Bildung des Keimschlauches vorauseilte. Eine vollkommene Unterdrückung der Rhizoiden ist

mir nicht gelungen; doch habe ich wenigstens die Bedingungen gefunden, unter denen bei fast sämtlichen gekeimten Sporen nur Keimschläuche auftraten und die Rhizoiden nur ganz ausnahmsweise zur Entwickelung kamen.

Über die Ergebnisse meiner experimentellen Untersuchungen gebe ich nachfolgenden Bericht:

Die Frage: Rhizoid- oder Keimschlauchkeimung? ist besonders von zwei Faktoren abhängig, nämlich erstens von der Konzentration und zweitens von der chemischen Qualität des Substrates. — Wir beginnen mit dem Einfluß ungleich hoher Konzentrationen auf die Keimung der Farnsporen:

Kulturen in destilliertem Wasser ergaben nachstehenden Befund:

Im Licht erschien bei sämtlichen von mir untersuchten Arten bei Kultur in Aqua destillata zuerst das Rhizoid. Bei den meisten Arten kommt nun nach etwa 2—3 Wochen auch der Keimschlauch zur Entwickelung und bildet etwa 4—5 Zellen. Eine Ausnahme hiervon machen nur *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, bei denen kein Keimschlauch zur Entwickelung kam. — Ob nun hier, wo ausschließlich Rhizoidbildung beobachtet wurde, vielleicht nur die kurze Dauer unserer Versuche den angegebenen Befund bedingt hat, wurde an Kulturen der beiden Arten *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* zu ermitteln versucht. Hier ließ sich konstatieren, daß selbst nach $^1/_4$ jähriger Kultur in Aqua destillata noch kein Keimschlauch zur Entwickelung gekommen war (siehe Fig. 6). Die Entwickelung des Keimschlauches erfordert hier, wie ich wenigstens für eine der beiden Arten, *Pteris aquilina*, mit Bestimmtheit feststellen konnte, gewisse chemische Substanzen, über deren Einfluß später noch näher die Rede sein wird.

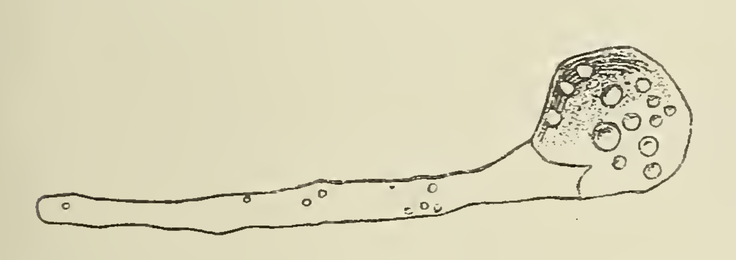


Fig. VI. *Pteris aquilina-Spore* nach $^1/_4$-jähriger Kultur in Aqua dest. im Licht, Rhizoidbildung zeigend.

Bei Kultur in völliger Dunkelheit keimte nur eine der von mir untersuchten Arten in Aqua destillata, nämlich *Pteris aquilina*, und zwar kamen auch hier nur Rhizoiden zur Entwickelung. — Bei schwachen Konzentrationen Knopscher Nährlösung (0,01 % Knop) und in gewöhnlichem Leitungswasser war der Befund in Licht und Dunkelheit zunächst noch ein ähnlicher wie bei den Kulturen in Aqua destillata. Es entstand erst das Rhizoid; später aber bildeten nun hier sämtliche Arten, auch *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, in Licht wie im Dunkeln Keimschläuche aus.

Von großem Interesse ist im Vergleich zu diesen Resultaten der Befund an Lösungen höherer Konzentrationen: Bei 1,5 oder mehr % kommen bei den meisten Arten in Lichtkulturen, wenigstens beim größten Prozentsatz der Sporen, erst die Keimschläuche und dann die Rhizoiden zur Entwickelung; — bei Kultur im Dunkeln ließ sich dasselbe Resultat schon bei 0,5—1 % Knop erzielen. —

Je höher wir nun bei Lichtkulturen die Konzentrationen wählen, um so mehr tritt die Bildung des Rhizoids zurück. um so

mehr erscheint sie verspätet. Eine Konzentration, durch deren Anwendung die Bildung eines Rhizoids sich dauernd unterdrücken ließ, wurde nicht gefunden. Doch ist es mir gelungen, Konzentrationen der Knopschen Nährlösung zu finden, bei denen die Zahl der Rhizoiden im Verhältnis zu derjenigen der Keimschläuche auf ein Minimum reduziert ist, bei denen ich nur ganz vereinzelte Rhizoiden beobachtete. In Lichtkulturen liegt diese Konzentration für die meisten Arten bei etwa 3 % Knop, nur für *Pteris aquilina*, das etwas widerstandsfähiger zu sein scheint, erst bei 4 % Knop (siehe Fig. 7 a und b).

Bei Kultur in völliger Dunkelheit wird in höheren Konzentrationen (1,5 — 2 % Knop) bei einigen Arten, *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, im Gegensatz zu den Lichtkulturen die Bildung des Keimschlauches unterdrückt; ich beobachtete z. B. bei *Pteris aquilina* in 2 % Knop in völliger Dunkelheit ausschließlich Rhizoiden. Bei den anderen Arten, die im Dunkeln Keimungserscheinungen beobachten ließen, scheint auch im Dunkeln bei höheren Konzentrationen die Rhizoidbildung unterdrückt, die Bildung des Keimschlauches befördert zu werden. Doch möchte ich ausdrücklich bemerken, daß für diesen Fall meine Erfahrungen nicht ausreichend genug sind, um dies — wenigstens für die anderen Arten — mit Bestimmtheit anzugeben.

Wir resumieren unsere Resultate folgendermaßen:

Schwache Konzentrationen Knopscher Nährlösung befördern in Licht und Dunkelheit die Entwicklung des Rhizoids und unterdrücken die Bildung der Keimschläuche unter Umständen ganz und

a

b

Fig. VII. a) Normale Keimung einer *Pteris aquilina*-Spore in 1,5 % Knop im Licht; b) Unterdrückung der Rhizoidbildung in 4 % Knop. — Beobachtung nach ca. 1 Monat.

gar; hohe Konzentrationen beschleunigen die Keimschlauchbildung und halten das Wachstum des Rhizoids zurück, ohne die Bildung des letzteren ganz unterdrücken zu können. — In völliger Dunkelheit tritt bei einigen Arten — *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* — bei Kultur in höher prozentiger Knopscher Nährlösung der umgekehrte Fall ein, indem hier höhere Konzentrationen (2 % Knop) die Keimschläuche wieder gänzlich verschwinden lassen. Für die anderen, im Dunkeln keimenden Arten stimmen die Keimungserscheinungen in höher prozentiger Knopscher Nährlösung mit denjenigen am Licht überein.

Unsere bisherigen Betrachtungen beziehen sich ausschließlich auf die Knopsche Nährlösung und legen deren Wirkungen bei Anwendung verschiedener Konzentrationen bei Licht- und Dunkelkulturen klar. — Inwieweit die hierbei erzielten Resultate ausschließlich auf Rechnung der verschiedenen Konzentrationsgrade zu setzen sind, oder die chemischen Qualitäten der angewandten Stoffe als wirksame Faktoren mit im Spiele sind, wird sich erst ermitteln lassen, wenn wir auch Versuche mit Lösungen einzelner Substanzen zum Vergleich heranziehen können, insbesondere mit Lösungen der einzelnen in der Knopschen Nährlösung enthaltenen Komponenten.

Bevor wir zur Besprechung der weiteren Versuchsergebnisse übergehen, wird zum besseren Verständnis folgende kurze Rekapitulation am Platze sein:

Bei Kultur in gew. Aqua dest. im Licht bildeten sämtliche Arten erst Rhizoiden und später Keimschläuche aus; ausgenommen hiervon waren nur *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, deren Sporen in Aqua dest. im Licht zwar der Rhizoid-, nicht aber der Keimschlauchbildung fähig waren. — Im Dunkeln keimten in Aqua dest. nur die Sporen von *Pteris aquilina*. Die Sporen sämtlicher übrigen Arten waren in Aqua dest. bei völligem Lichtabschluß der Keimung nicht fähig; einige von ihnen, *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica*, ließen sich aber durch Anwendung geeigneter Konzentrationen Knopscher Nährlösung im Dunkeln zum Keimen bringen. —

Aus dieser Betrachtung ergaben sich also zwei Hauptfragen:

1. Welche chemischen Substanzen sind im Stande, die Sporen von *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* in Licht und Dunkelheit zur Keimschlauchbildung zu bringen?

2. Welche Salze der Knopschen Nährlösung veranlassen die Keimung von *Scolopendrium officinarum*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica* in völliger Dunkelheit, bei denen im Licht schon in gew. Aqua dest. nach längerer, etwa vierwöchentlicher Kultur Keimschlauchbildung eintrat?

Von den unter 1 genannten Arten wurde *Pteris aquilina*, von den unter 2 genannten *Aspidium filix mas* in Bezug auf Keimschlauch- und Rhizoidbildung näher untersucht.

b) Keimschlauch- und Rhizoidbildung der Sporen von *Pteris aquilina*.

Wir beginnen unsere Schilderung mit den Ergebnissen, die sich mit KNO_3 erzielen ließen. Ausgegangen wurde von einer

Normallösung (Molekulargewicht 101), die in verschiedenen Verdünnungen zur Anwendung kam. Auf ihr wurden Sporen von *Pteris aquilina* ausgesät. Acht Tage nach der Aussaat ergab sich, daß bei starker Verdünnung — im Licht wie im Dunkeln — fast alle Sporen (97 %) gekeimt waren und aus ihnen Keimschläuche und Rhizoiden zur Entwickelung gekommen waren (siehe Fig. 8).



Fig. VIII. *Pteris aquilina*-Spore in 0.005 N KNO_3 nach 8-tägiger Kultur im Licht; die Keimschlauchentwickelung in N-haltigem Substrat zeigend.

Bei steigender Konzentration nahm der Prozentsatz der gekeimten Sporen ab, derart, daß bei Lichtkultur auf 0,04 N nur noch 30 %, bei 0,08 N 15 % und bei 0,1 N nur 2 % keimten.

Noch schneller erfolgt die Abnahme bei Dunkelkulturen, wo wir bei der gleichen Konzentration nur 20, bezw. 8, bezw. 1 % gekeimt finden. Noch eingehender berichtet über die Beziehung zwischen Prozentsatz der Keimung und der Konzentration der Lösung Tabelle IV.

Von besonderem Interesse ist es, daß bei steigender Konzentration von KNO_3 ebenso wie von kompletter Knopscher Nährlösung in völliger Dunkelheit die Keimschläuche in ihrer Entwickelung schließlich gehemmt werden; schon bei 0,06 N treten bei Dunkelkulturen nur noch Rhizoiden auf.

Wichtige Aufschlüsse gestattet der Vergleich mit der Wirkung anderer Salze z. B. $MgSO_4$. Dieses Salz kam in derselben Konzentration zur Anwendung (auf Normallösung bezogen) wie KNO_3. Es wurden aber hier in keiner der angewandten Konzentrationen Keimschläuche gebildet, obwohl — wie des näheren in Tabelle IV ersehen werden mag — wenigstens bei Kultur im Licht fast alle Sporen keimten. Dasselbe Resultat ließ sich mit NaCl erzielen, das auf den Prozentsatz der keimenden Sporen nebenbei bemerkt günstiger wirkte als das genannte Mg-salz. Auch bei NaCl wurden niemals Keimschläuche gebildet.

Von den bisher genannten Substanzen veranlaßt, wie aus dem Gesagten hervorgeht, nur KNO_3 bei nicht allzu hoher Konzentration die Bildung grüner Keimschläuche. Da nun der Vergleich mit mannigfachen anderen Substanzen gezeigt hat, daß die physikalisch osmotischen Wirkungen der angewandten Lösungen ohne Belang für die Keimschlauchbildung sind, müssen wir den Grund für die mit KNO_3 erzielten Effekte in den chemischen Qualitäten dieser Substanz suchen. Es bleibt zu prüfen, ob auch andere Kaliumverbindungen in gleichem Sinne wirken wie KNO_3 und weiterhin wie andere Nitrate die Organbildung beeinflussen.

Von den Komponenten der Knopschen Nährlösung kommt zunächst $Ca(NO_3)_2$ in Betracht. Es ergab sich, daß bei Anwendung von Lösungen der gleichen Konzentration wie sie bei den anderen Salzen zur Verwendung kamen, durch $Ca(NO_3)_2$ sich ähnliche Effekte erzielen ließen wie durch KNO_3, außer Rhizoiden werden auch Keimschläuche gebildet. — Was den Einfluß der Konzentrationen anlangt, vergleiche man Tabelle IV. — Weiterhin kam $NaNO_3$ zur Anwendung, in dessen Lösungen ich ebenfalls schon bei Anwendung in sehr verdünnter Form (0,005 N) Keimschlauchbildung beobachtete.

Während also $MgSO_4$ und NaCl in Licht und Dunkelheit nur Rhizoiden entstehen lassen, veranlassen die Nitrate KNO_3, $NaNO_3$ und $Ca(NO_3)_2$ die Bildung grüner Keimschläuche. Um KNO_3 mit anderen K-Verbindungen in seiner Wirkung vergleichen zu können, wurde K_2HPO_4 herangezogen; in Lösungen von diesem kamen nur Rhizoiden zur Entwickelung (vgl. Tabelle IV). Es scheint also die Wirkung des KNO_3 schon hiernach nicht auf seinem K-Gehalt zu beruhen, sondern auf seinem N-Gehalt; phosphorsaure Salze scheinen die Bildung des Keimschlauches nicht hervorrufen zu können. (Siehe Figur IX.) Der Nachweis für die Richtigkeit dieser Vermutung ergab sich aus Versuchen mit Na_2HPO_4, in dessen Lösungen ebenfalls im Licht wie im Dunkeln stets nur Rhizoiden zur Ausbildung kamen.

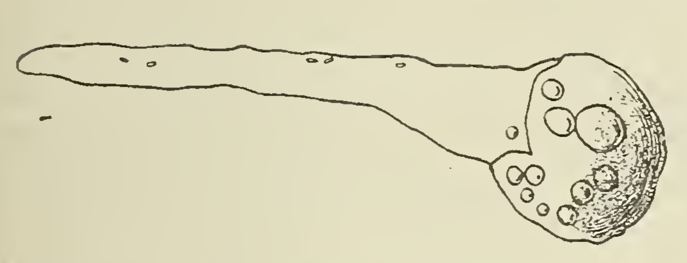


Fig. IX. *Pteris aquilina*-Spore in K_2HPO_4 0.005 N nach achtwöchentlicher Kultur; Keimschlauchbildung durch N-Mangel unterdrückt.

Es fragt sich nun, in welcher Form der N die Keimschlauchentwickelung am intensivsten beeinflußt, ob die Nitrite, Ammonsalze und andere N-Verbindungen in ihrer Wirkung auf die Keimschlauchbildung mit derjenigen der Nitrate übereinstimmen oder nicht. Zu diesem Zweck wurden von den Ammonsalzen NH_4NO_3, $(NH_4)_2SO_4$ und NH_4Cl, von den Nitriten KNO_2 und außerdem eine in starker Verdünnung angewandte Lösung von NH_3 in ihrer Wirkung auf die Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen in Licht und Dunkelheit untersucht. Diese stimmte insofern mit derjenigen der Nitrate überein, als sämtliche letztgenannten Salze, sowohl die Ammonsalze als auch KNO_2 nnd die NH_3-Lösung im Lichte Keimschlauchbildung hervorriefen. Ein ganz auffälliger Unterschied jedoch in der

Wirkung der Nitrate und der übrigen N-verbindungen zeigte sich bei Kultur der Sporen in völliger Dunkelheit. Während nämlich die Nitrate hier nach zehntägiger Kultur (ebenso wie im Lichte) nahezu an sämtlichen gekeimten Sporen Keimschläuche erzeugt hatten, waren in derselben Zeit auf Lösungen der übrigen N-haltigen Salze fast nur Rhizoiden zur Entwickelung gekommen; nach längerer, 4—5 wöchentlicher Kultur erschienen dann allerdings auch auf Lösungen der Nitrite und Ammonsalze an fast sämtlichen der ausgesäten Sporen die Keimschläuche. Bei Kultur im Licht ist also die Wirkung der Nitrite und Ammonsalze dieselbe wie diejenige der Nitrate; bei Kultur in völliger Dunkelheit zeigt sich nur insofern ein Unterschied in der Wirkung beider N-Quellen, als die Entwickelung der Keimschläuche in Nitrit- bzw. NH_4-Salzlösungen etwas langsamer vor sich geht als in Lösungen der Nitrate. Wenn also auch im Lichte kein Unterschied in der Wirkung von Nitriten und Nitraten zu bemerken ist, so geht doch wohl aus der bedeutend besseren und schnelleren Entwickelung der Keimschläuche in Nitratlösungen in völliger Dunkelheit klar hervor, daß die Nitrate für *Pteris aquilina*-Sporen doch noch eine etwas bessere N-Quelle sind als die Nitrite. Hierdurch bestätigt sich also die nach bisherigen Erfahrungen gültige Anschauung, daß die meisten Phanerogamen, überhaupt viele Pflanzen, am besten mit Nitraten gedeihen (Pfeffer, 1897, S. 395).

Über die Frage nach der „Stickstoffernährung der grünen Pflanzen" veröffentlichte erst im Januar 1905 O. Treboux (1905 S. 570—72) in einer vorläufigen Mitteilung wichtige Beiträge. Verfasser verglich eine Reihe von anorganischen und organischen Verbindungen miteinander bezüglich der Frage, inwieweit sie imstande wären, den gesamten Stickstoffbedarf der grünen Pflanzen zu decken.

Zur Untersuchung gelangten die verschiedensten Vertreter des Pflanzenreichs und zwar Cyanophyceen, Diatomeen, Chlorophyceen, Leber- und Laubmoose, Farne, Schachtelhalme und Angiospermen.

Von seinen Hauptresultaten ist hier folgendes zu erwähnen und von besonderem Interesse:

„Nitrite erwiesen sich meist als eine gute N-Quelle, falls nur die Reaktion der Nährlösung eine alkalische ist. Saure Nährlösungen dagegen wirken durch Freimachung der stark giftigen salpetrigen Säure tödlich. — Im Vergleich zu den Nitraten zeigen Nitrite denselben oder einen etwas besseren Nährwert."

Zu dieser letzten Frage habe ich schon oben Stellung genommen in der Schilderung meiner vergleichenden Versuche über die Wirkung von Nitraten und Nitriten auf die Keimschlauchbildung der *Pteris aquilina*-Sporen. Nitrate haben auf die Keimung — wenigstens bei Kultur im Dunkeln — einen noch etwas stärker fördernden Einfluß als Nitrite; in Lichtkulturen war in der Einwirkung von Nitraten und Nitriten kein Unterschied zu konstatieren. Was ferner die erste Frage: über den Einfluß von Nitritlösungen in saurer oder alkalischer Reaktion auf die Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen anlangt, so stimmen meine Resultate in dieser

Beziehung vollkommen mit denen Treboux' überein, d. h. Nitritlösungen in saurer Reaktion wirkten durch Freimachung der stark giftigen, salpetrigen Säure auf die *Pteris aquilina*-Sporen tödlich.

In den diese Frage betreffenden Versuchen wurde als Nitrit KNO_2 angewandt, das in wässriger Lösung eine deutlich alkalische Reaktion zeigt; zum Ansäuern der Nitritlösung wurde eine Lösung von KH_2PO_4 benutzt; beide Salze kamen in Normallösungen zur Anwendung. — Das Optimum der Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen in KNO_2-Lösung lag bei 0,01 N; daher wurde KNO_2 in einer solchen Lösung angewandt und zum Ansäuern derselben verschiedene Mengen einer Normallösung von KH_2PO_4 zugesetzt. (Siehe Tab. V.) — Es ergab sich, daß schon bei Zusatz einer ganz minimalen Menge KH_2PO_4, nämlich schon in einer Lösung von KNO_2 0,01 N + KH_2PO_4 0,005 N keine Spur von Keimung eintrat, während in den Lösungen der einzelnen Salze, also KNO_2 0,01 N 60 % und KH_2PO_4 0,005 N 95 % der ausgesäten Sporen gekeimt waren. In den Normallösungen von KH_2PO_4 wurden — trotz der sauren Reaktion — bis zu 00,4 N Keimung oder infolge N-Mangels wenigstens Rhizoidbildung beobachtet. Hieraus geht also deutlich hervor, daß es nicht die saure Reaktion der Nährlösung an sich ist, welche die Keimung der *Pteris aquilina*-Sporen verhindert, sondern die spezielle Wirkung der durch die Phosphorsäure ausgetriebenen stark giftigen salpetrigen Säure.

Fassen wir die gewonnenen Resultate kurz zusammen, so ergeben sich folgende Bedingungen für die Keimschlauch- und Rhizoidbildung der *Pteris aquilina*-Sporen:

In N-freien Lösungen kommen stets nur Rhizoiden zur Entwickelung. Einen ganz intensiven Einfluß auf die Ausbildung des Keimschlauches sowohl im Licht als auch in Dunkelheit haben die Nitrate (KNO_3, $NaNO_3$, $Ca(NO_3)_2$), indem auf Lösungen von geeigneter Konzentration hier wie dort fast sämtliche Sporen Keimschläuche ausbilden. Nitrite in alkalischer Lösung, Ammonsalze und NH_3 in stark verdünnter Lösung stimmen bei Kultur im Licht in ihrer Einwirkung auf die Keimschlauchbildung mit den Nitraten fast vollkommen überein; bei Kultur der *Pteris aquilina*-Sporen im Dunkeln zeigt sich nur insofern ein Unterschied dieser Salze von den Nitraten, als in Lösungen derselben die Keimschläuche bedeutend langsamer zur Ausbildung kommen als in Nitratlösungen. Nitrite, in saurer Lösung zur Anwendung gebracht, wirken auf die *Pteris aquilina*-Sporen infolge des Freiwerdens der giftigen salpetrigen Säure tödlich, d. h. verhindern die Keimung vollkommen.

c) Keimschlauch- und Rhizoidbildung von *Aspidium filix mas*-Sporen.

Die Sporen von *Aspidium filix mas* bilden wie diejenigen sämtlicher übrigen Arten — ausgenommen *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* — im Licht in dest. Wasser nach längerer, etwa vierwöchentlicher Kultur Keimschläuche aus, während sie in völliger Dunkelheit in Aqua destillata keinerlei Keimungserscheinungen zeigen;

sie keimen aber bei Lichtabschluß in geeigneten Konzentrationen Knopscher Nährlösung. — Es fragt sich also: Welche Salze der Knopschen Nährlösung führen bei Kultur im Dunkeln die Keimung der *Aspidium filix mas*-Sporen herbei?

Zur Untersuchung wurden demnach zunächst die Salze der Knopschen Nährlösung angewandt, und zwar: KNO_3, $Ca(NO_3)_2$, K_2HPO_4 und $MgSO_4$.

Beim Vergleich von Licht- und Dunkelkulturen ergab sich nach 10 Tagen, daß in den Lösungen von KNO_3 0,005 N und $Ca(NO_3)_2$ 0,005 N im Licht bereits Keimschläuche und Rhizoiden zur Entwickelung gekommen waren, während nach dieser Zeit in den Lösungen der beiden anderen Salze, K_2HPO_4 und $MgSO_4$, noch keinerlei Keimungserscheinungen zu beobachten waren.

Nach längerer, 18tägiger Kultur waren in KNO_3 0,005 N im Licht bereits 95 %, im Dunkeln 15 % der ausgesäten Soren gekeimt (siehe Tab. VI), und ein ähnliches Resultat ließ sich bei Kultur der Sporen in Lösungen von $Ca(NO_3)_2$ erzielen, während aber in den Lösungen dieser beiden Salze in Licht und Dunkelheit Keimschläuche (im Licht bereits 3—4zellige) ausgebildet wurden, trat in den Lösungen von K_2HPO_4 überhaupt keine Keimung ein, in denjenigen von $Mg SO_4$ nur Rhizoidbildung.

Daraus geht also deutlich hervor, daß die Keimung der *Aspidium filix mas*-Sporen bei Lichtabschluß sicher durch die Einwirkung der beiden in der Knopschen Nährlösung anwesenden Nitrate herbeigeführt wurde, während die beiden anderen Salze, K_2HPO_4 und $MgSO_4$, auf die Keimung in völliger Dunkelheit so gut wie keinen, auf die Keimung im Licht nur ganz geringen Einfluß haben.

Aus diesen Ergebnissen ersehen wir also, daß die Keimung der Sporen von *Aspidium filix mas* in den Lösungen der Nitrate im Licht bereits nach zehn Tagen, also bedeutend früher eintritt, als bei Kultur der Sporen in destilliertem Wasser; während ferner in destilliertem Wasser nach vierwöchentlicher Kultur nur wenige Sporen Keimschläuche ausgebildet hatten, waren in geeigneten Nitratlösungen besonders denjenigen von KNO_3, nach 18 Tagen bereits bei fast sämtlichen der ausgesäten Sporen Keimschläuche von etwa drei bis vier Zellen zur Entwickelung gekommen. — Die Keimung, insbesondere die Keimschlauchbildung in Nitratlösungen ist also sowohl, was die Dauer bis zum Eintritt der Keimung, als auch was den Prozentsatz der zur Entwickelung kommenden Keimschläuche anlangt, bedeutend besser als diejenige in destilliertem Wasser.

Daß aber überhaupt in Aqua destillata im Licht einige der ausgesäten *Aspidium filix mas*-Sporen der Keimschlauchbildung fähig sind, ist nach den mitgeteilten Versuchsergebnissen wohl nicht anders erklärlich, als durch die Anwesenheit von Spuren N-haltiger Salze (Nitrate) in dem angewandten destillierten Wasser.

Zum Vergleich der Wirkung der Nitrate mit denjenigen anderer N-haltiger Salze auf die Keimung von *Aspidium filix mas*-Sporen wurden von den Nitriten KNO_2, von den Ammonsalzen NH_4Cl herangezogen. — Auf Lösungen beider Salze von geeigneter Konzentration war nach

18 tägiger Kultur zwar ein sehr hoher Prozentsatz der ausgesäten Sporen gekeimt (siehe Tabelle VI), doch waren hier fast nur Rhizoiden und nur ganz vereinzelte Keimschläuche zur Ausbildung gekommen. — Vergleichen wir also dieses Resultat, mit demjenigen auf Lösungen von KNO_3 und $Ca(NO_3)_2$, so ergibt sich, daß bei den Sporen von *Aspidium filix mas* der Einfluß der Nitrate auf die Keimschlauchbildung noch weit förderlicher ist, als bei den *Pteris aquilina*-Sporen.

d) Rhizoidbildung einiger Polypodiaceen bei Kultur auf Leitfähigkeitswasser.

Nachdem die Frage nach den Bedingungen der Keimschlauchbildung ihre vorläufige Erledigung gefunden hat, liegt es nahe, zu fragen, ob auch die Bildung der Rhizoiden die Einwirkung bestimmter chemischer Reagenzien voraussetzt, oder ob der Aufenthalt in völlig reinem Wasser (sonstige günstige Entwickelungsbedingungen vorausgesetzt) genügt, um die Sporen zur Bildung eines Rhizoids anzuregen.

Benecke (1903) hat in seinen wertvollen Untersuchungen über die Entwickelung von *Lunularia*brutknospen gezeigt, daß zur Bildung

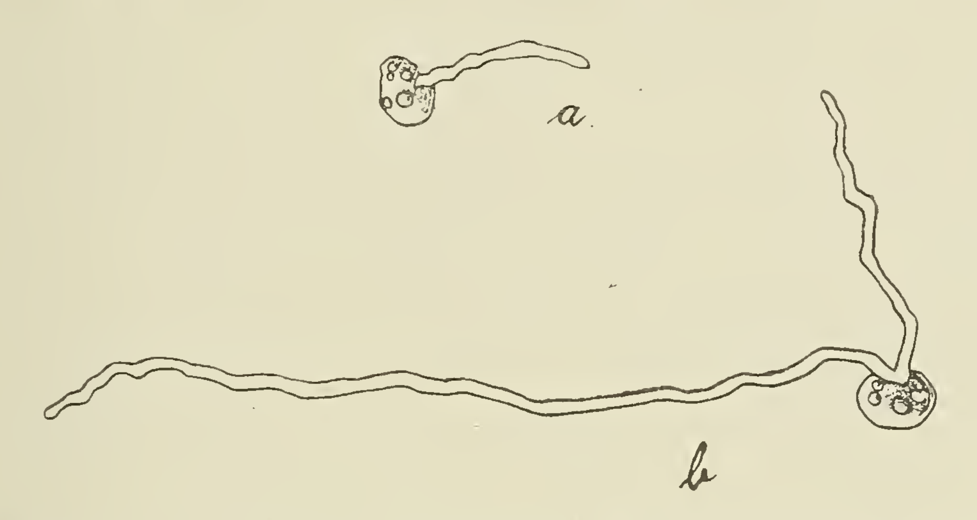


Fig. 10. *Pteris aquilina*-Spore: a) nach $^1/_4$jähriger Kultur in gewöhnlichem destillierten Wasser; b) nach 4 wöchentlicher Kultur in Leitfähigkeitswasser im Licht: infolge Nährsalzmangel Etiolierung der Rhizoiden.

der Rhizoiden geringe Mengen gelöster Stoffe erforderlich sind, um Rhizoidbildung anzuregen; bei Kultur auf völlig reinem Wasser, in besonderen Jenenser Gläsern, blieb die Rhizoidbildung aus.

Es erschien nun möglich, daß auch die Farnsporen solche Beziehungen erkennen ließen, und es wurden daher Versuche mit zahlreichen Arten, darunter auch mit *Pteris aquilina* angestellt, derart, daß die Sporen in ausgelaugten Gläsern auf Leitfähigkeitswasser (Kahlbaum, Berlin) zur Aussaat kamen. Der Unterschied im Verhalten dieser Sporen mit denen auf schlechthin destilliertem Wasser war auffallend genug; während auf letzterem schon sechs Tage nach der Aussaat sich reichlich Rhizoiden entwickelt hatten, war in den anderen selbst nach drei Wochen noch keinerlei Entwickelung erkennbar. — Nach anderthalb Monaten trat bei einigen Arten (*Pteris aquilina*, *Aspidium filix mas*, *Polypodium Dryopteris*, *Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum*) im Licht Rhizoidkeimung ein, während bei anderen (*Aspidium aculeatum* und *Aspidium spinulosum*)

sogar auch diese unterblieb, d. h. überhaupt keinerlei Keimung eintrat. — Bei Kultur in völliger Dunkelheit wurde bei keiner der untersuchten Arten — auch nicht bei *Pteris aquilina* — irgend eine Keimungserscheinung beobachtet.

In den Fällen, wo Rhizoidkeimung beobachtet wurde, waren die Rhizoiden meist sehr stark in die Länge gewachsen und durchschnittlich etwa fünfmal so lang, als in Parallelkulturen auf gewöhnlichem destillierten Wasser. Besonders charakteristisch war diese Erscheinung bei *Pteris aquilina, Aspidium filix mas, Polypodium Dryopteris* und *Polypodium aureum* (siehe Fig. 10 a und b).

Eine ähnliche Beobachtung machte F. Noll (1901 S. 7) an den Wurzeln von Weizenkeimlingen. Es zeigte sich, daß bei Stickstoffmangel in der gleichen Entwickelungszeit das Wurzelsystem dieser Keimlinge in allen seinen Teilen, Haupt- wie Nebenwurzeln, die vier- bis sechsfache Länge erreichte, als in den Vergleichskulturen mit normaler Nährlösung. „Da nun die Überverlängerung des Wurzelsystems auch dann genau so ausfiel, wenn die stickstofffreie Lösung mit den stickstoffhaltigen isotonisch gemacht wurde, so kann die Überverlängerung der betreffenden Wurzelsysteme nicht durch die verschiedene osmotische Kraft der Nährlösungen bedingt sein, sondern ist eine durch das Fehlen des Stickstoffs ausgelöste Reaktion, ein Hungeretiolement, welches ganz besonders auffällig durch Stickstoffmangel, viel weniger durch das Fehlen anderer, wenn auch unentbehrlicher Aschenbestandteile in der Nährlösung hervorgerufen wird.“ — Welcher Stoff in den von mir oben geschilderten Versuchen auf Leitfähigkeitswasser durch sein Fehlen die ansehnliche Verlängerung der Rhizoiden herbeiführte, habe ich nicht näher untersucht; sicher aber wird in den von mir angestellten Kulturen die Rhizoidverlängerung durch das gänzliche Fehlen gelöster Nährsalze herbeigeführt. Denn schon die in gewöhnlichem destillierten Wasser gelösten Spuren von Salzen sind imstande, bei den meisten von mir untersuchten Farnsporenarten eine ganz normale Keimung, häufig sogar geringe Keimschlauchbildung herbeizuführen: bei *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* kommen in gewöhnlichem destillierten Wasser allerdings nur Rhizoiden zur Entwickelung, die aber wenigstens bezüglich ihrer Länge eine ganz normale Ausbildung zeigen. Es liegt also hier eine der von Noll beobachteten vollkommen analoge Erscheinung vor, eine durch den gänzlichen Mangel an Nährsalzen herbeigeführte Etiolierung der Rhizoiden genannter Farnsporenarten; ein geringer Unterschied meiner Versuchsergebnisse von denen Nolls besteht nur insofern, als die Wurzeln der von Noll benutzten Weizenkeimlinge schon durch das Fehlen wägbarer Mengen stickstoffhaltiger Salze zu jenem „Hungeretiolement“ veranlaßt wurden, während dies bei den Rhizoiden der von mir untersuchten Farnsporenarten erst durch Anwendung von Leitfähigkeitswasser — d. h. eines Wassers, in dem möglichst jede Spur von Nährsalzen fehlte — erreicht wurde.

Vergleichen wir noch einmal die Resultate der Versuche auf Leitfähigkeitswasser mit denen auf gewöhnlichem destillierten Wasser, so zeigt sich zwischen beiden insofern ein bemerkens-

werter Unterschied, als bei den Arten, die auf gewöhnlichem destillierten Wasser Keimschläuche entwickelten, auf Leitfähigkeitswasser die Keimschlauchbildung unterdrückt war und entweder nur Rhizoiden zur Entwickelung kamen, oder überhaupt keine Keimung eintrat. In diesem letzten Falle scheint also auch die Rhizoidbildung ähnlich wie bei den Lebermoosen (cf. Benecke 1903) von der Gegenwart gelöster Stoffe abhängig zu sein oder wenigstens durch sie gefördert zu werden. — Vereinzelte Keimschläuche wurden bei Kultur auf Leitfähigkeitswasser nur bei Sporen von *Alsophila australis* beobachtet; doch ist es wahrscheinlich, daß in diesem einen Falle jene vereinzelte Keimschlauchbildung durch geringe Spuren aus dem Glase aufgenommener Salze herbeigeführt wurde.

II. Bedingungen der Keimung der Sporen einiger Moose.

Zur Anwendung kommen Sporen von:

Funaria hygrometrica,
Bryum caespiticium,
Polytrichum commune.

Es wurde besonders der Einfluß verschiedener organischer und anorganischer Salze auf die Keimung genannter Moossporenarten in Licht und Dunkelheit untersucht.

Forest Heald fand, daß Moossporen unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. bei anorganischer Ernährung und gewöhnlicher Temperatur, in völliger Dunkelheit nicht zu keimen imstande sind. Sie keimen im Dunkeln nur in einer Lösung von Traubenzucker und häufig, wenn auch nicht ganz so gut, in Peptonlösung.

In meinen Versuchen machte ich es mir zur Aufgabe, die von Heald gefundenen Resultate zu ergänzen, also zu prüfen, ob in Wirklichkeit bei anorganischer Ernährung die Keimung der Moossporen in völliger Dunkelheit unmöglich ist, und zweitens, zu untersuchen, ob nicht auch andere organische Verbindungen imstande sind, die Moossporenkeimung bei Lichtabschluß herbeizuführen oder wenigstens günstig zu beeinflussen.

Die Beantwortung beider Fragen ist mir zwar nicht vollkommen gelungen, doch möchte ich wenigstens über die von mir gewonnenen Resultate in Kürze berichten.

Zu meinen Versuchen benutzte ich zunächst frische, aus dem Gewächshause stammende Sporen von *Funaria hygrometrica.* — Bei Anwendung anorganischer Salze ergab sich nach meinen Beobachtungen, daß genannte Sporen wohl imstande sind, bei völligem Lichtabschluß zu keimen, wenn nur die Konzentration des Substrates richtig gewählt wird. Dieselbe liegt nämlich auch bei den Moossporen bei Kultur in völliger Dunkelheit bedeutend tiefer als im Licht. — So tritt z. B. in 0,5 % Knopscher Nährlösung im Licht bereits nach einigen, etwa 5—6 Tagen Keimung ein, und nach 14 Tagen sind darin bereits etwa 60 % der ausgesäten Sporen gekeimt (siehe Tab. VII). Im Gegensatz hierzu wurde bei Kultur in völliger Dunkelkeit in 0,5 % Knop überhaupt keine Keimung

beobachtet; hier lag das Optimum der Keimung etwa bei 0.01 % Knop, doch waren auch hierin nach 14 tägiger Kultur erst etwa 30 % der ausgesäten Sporen gekeimt. Ein höherer Prozentsatz wurde — wenigstens bei Kultur in anorganischen Salzen — bei Lichtabschluß nie beobachtet.

Die ausgesäten *Funaria hygrometrica*-Sporen wurden nun längere Zeit in Knopscher Nährlösung im Dunkeln fortkultiviert, um zu sehen, ob die Sporen imstande sind, das in ihnen enthaltene Öl, welches gleich nach dem Platzen der Exine deutlich in den Sporen zu sehen war, im Dunkeln zu lösen und beim Stoffaufbau zu verwenden. — Es zeigte sich jedoch, daß dieses Öl bei Kultur der Sporen im Dunkeln selbst nach längerer Zeit — 2—3 Monaten — nicht schwindet; während in den ans Licht gestellten Moossporen bereits nach 1—2 Tagen Stärkebildung auftritt und die Ölmenge allmählich abnimmt, d. h. das in den Moossporen enthaltene Öl löst sich jedenfalls nur am Lichte.

Diese Beobachtung bestätigt also diejenige von Forest Heald und N. Schulz; sie weicht nur insofern von denjenigen genannter beider Forscher ab, als diese überhaupt keine Keimung in völliger Dunkelheit sahen und folglich annahmen, daß die Sporen bei Lichtabschluß deswegen nicht keimten, weil das Licht zum Auflösen der in den Sporen angesammelten Nährstoffe und zum Zersprengen des Exospors nötig sei.

Was die Art der Keimung anlangt, so habe ich nur zu erwähnen, daß die gekeimten Sporen stets einen chlorophyllhaltigen, 1—2-zelligen Keimschlauch und ein chlorophyllfreies, meist ziemlich langes Rhizoid ausgebildet hatten.

Eine der beschriebenen, sowohl bezüglich der Art als auch des Prozentsatzes der gekeimten Sporen, ganz analoge Erscheinung wurde an Sporen von *Bryum caespiticium* bei Kultur in stark verdünnter Knopscher Nährlösung und völliger Dunkelheit beobachtet, während die Sporen von *Polytrichum commune* bei anorganischer Ernährung im Dunkeln keinerlei Keimungserscheinungen zeigten.

Um nun festzustellen, ob bei Lichtabschluß die Keimung der genannten Sporen der speziellen Wirkung irgend eines in der Knopschen Nährlösung enthaltenen Salzes zuzuschreiben ist, kamen ferner die einzelnen in diesen Lösungen enthaltenen Substanzen in verschiedenen Konzentrationen zur Anwendung.

Die Keimung in den Lösungen dieser Salze ($MgSO_4$, $Ca(NO_3)_2$, KNO_3 und K_3PO_4) war von derjenigen in Knopscher Nährlösung nicht wesentlich verschieden und auch in der Wirkung der einzelnen Salze war kein Unterschied zu bemerken. Es trat in sämtlichen Lösungen Keimung ein, wenn nur die Konzentration geeignet, d. h. tief genug gewählt wurde; und auch der Prozentsatz der gekeimten Sporen war in Lösungen der einzelnen Salze nahezu derselbe wie derjenige in Knopscher Nährlösung. Aus Versuchen mit sauren Lösungen von KH_2PO_4, basischen Lösungen von K_2HPO, und dem in wäßriger Lösung neutralen K_3PO_4 ergab sich ferner, daß die Reaktion des Substrates keinen besondern Einfluß auf die

Keimung ausübt; denn auch hier war in der Keimung in Lösungen genannter dreier Salze kein Unterschied zu bemerken.

Bei Kultur in Aqua destillata blieb die Keimung in völliger Dunkelheit stets aus; sie trat erst ein, wenn dem Wasser geringe Spuren irgend eines Salzes zugeführt wurden; selbst durch Zufügen geringer Spuren von NaCl gelang es die Keimung herbeizuführen.

Metallsalze, z. B. $CuSO_4$ und Cuprum Amm. Citr. wirken schon in sehr starker Verdünnung giftig; so blieb schon in 0,01 % $CuSO_4$-Lösung die Keimung aus.

Die beschriebene Erscheinung wurde sowohl an Sporen von *Funaria hygrometrica* als auch an denen von *Bryum caespiticium* beobachtet, während *Polytrichum commune* in Lösungen anorganischer Salze überhaupt nicht zur Keimung zu bringen war.

Als Erklärung für die geschilderten Keimungserscheinungen genannter Moossporen läßt sich wohl nichts anderes sagen, als daß dieselben der geringen osmotischen Druckwirkung der dem Wasser zugeführten Spuren von Nährsalzen zuzuschreiben sind.

Außer den frischen, dem Gewächshaus entstammenden Sporen, wurden dann noch solche, in der freien Natur, und zwar an einem sehr sonnigen, ziemlich trockenen Orte gesammelten Sporen von *Funaria hygrometrica* verwendet.

Dieselben waren in völliger Dunkelheit in Lösungen anorganischer Salze auf keine Weise zum Keimen zu bringen, allerdings war auch der Prozentsatz der im Licht keimenden Sporen niedriger als derjenige jener Gewächshaussporen. — Es scheint hiernach die Keimkraft, insbesondere diejenige bei Lichtabschluß auch von den äußeren Bedingungen, unter denen sich die Sporen entwickelten, abhängig zu sein.

Von organischen Stoffen kamen außer Glukose besonders einige organische Eisensalze, Ferr. Amm. Citr., Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr., zur Anwendung.

Lösungen dieser Salze, die ja schon die Keimung der Farnsporen günstig beeinflußten, hatten auch auf die Moossporenkeimung eine fördernde Wirkung.

Dieselbe zeigte sich besonders in der Steigerung des Prozentsatzes der gekeimten Sporen und in einer ziemlich starken Verlängerung der Rhizoiden; so waren z. B. in einer Lösung von 0,01 % Ferr. Amm. Citr. nach 18-tägiger Kultur bereits 60 % der ausgesäten Sporen von *Funaria hygrometrica* gekeimt, ein Resultat, das sich mit keinem anderen anorganischen Salze erzielen ließ.

Ungefähr dasselbe Ergebnis wurde erzielt bei Kultur von *Bryum caespiticium*-Sporen, während die Sporen von *Polytrichum commune* auch auf Lösungen genannter Eisensalze nicht zum Keimen zu bringen waren. — Jene in starker Trockenheit, also unter ungünstigen äußeren Bedingungen erwachsenen Sporen von *Funaria hygrometrica* waren auch in den genannten organischen Eisensalzen bei Lichtabschluß der Keimung nicht fähig.

Bei Kultur von Moossporen auf Traubenzuckerlösungen ergaben sich dieselben Resultate, wie sie Forest Heald erzielt hat. — Die Sporen sämtlicher von mir untersuchten Arten keimten auf

Lösungen von Glukose auch in völliger Dunkelheit und waren infolge von Aufnahme von Glukose und Kondensierung derselben zu Stärke stets sehr stark angeschwollen. Am günstigsten erwies sich eine Lösung von etwa 3 % Glukose. — Auch bei Kultur auf reinem Agar waren die Sporen der drei genannten Arten der Keimung in völliger Dunkelheit fähig.

Fassen wir die gewonnenen Resultate zusammen, so ergibt sich folgendes:

1. Die Sporen von *Polytrichum commune* sind weder in verdünnten Lösungen anorganischer Salze, noch in solchen einiger organischer Eisensalze, Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Amm. Citr., im Dunkeln zu keimen imstande.

2. Sporen von *Funaria hygrometrica* und *Bryum caespiticium* keimen bei Lichtabschluß in starkverdünnten Lösungen anorganischer Salze; ihre Keimung im Dunkeln wird außerdem befördert durch einige organische Eisensalze, wie Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Amm. Citr.

3. Die Sporen sämtlicher genannter Arten keimen bei Lichtabschluß auf reinem Agar und besonders in Lösungen von Glukose; bei Kultur in Traubenzuckerlösungen war das Wachstum — wie schon Forest Heald beobachtete — von Stärkespeicherung und einem starken Aufquellen der Sporen begleitet.

Hiernach erwies sich als günstigster Nährboden für die Kultur der von mir untersuchten Moossporen in völliger Dunkelheit eine Lösung von 2 % Agar + 2 % Glukose + 0,01 % Knop + 0,01 % Ferr. Amm. Citr.

Durch eine der Aussaat vorangehende sorgfältige Sterilisation der Mooskapseln in 1 % Formaldehyd (Heald 1897 S. 58) gelang es mir, ziemlich bakterien- und pilzfreie Kulturen zu bekommen und die Sporen längere Zeit im Dunkeln zu kultivieren.

Es entwickelten sich ziemlich lange und häufig verzweigte Keimschläuche und enorm lange Rhizoiden. Die letzteren wuchsen nicht wie die Keimschläuche auf dem Substrat kriechend fort, sondern erstreckten sich in die Luft. Ihre starke Entwickelung ist sicher dem Einfluß der Dunkelheit zuzuschreiben; denn sie zeigten sich in sämtlichen angewandten Lösungen stärker entwickelt als die Keimschläuche; ihr starkes Wachstum kann also jedenfalls nicht von der besonderen Wirkung irgend eines Salzes herrühren.

Es wurden nun in dem oben genannten Nährmedium 2 % Agar + 2 % Glukose + 0,01 % Knop + 0,01 % Ferr. Amm. Citr. der Verlauf der Keimung und des Wachstums näher verfolgt. Dabei zeigte sich folgendes:

Bei der Keimung schwellen die Sporen infolge Aufnahme von Glukose und Kondensierung derselben zu Stärke sehr stark an. Sowohl die ursprüngliche Spore als auch der Keimschlauch sind dicht mit Stärkekörnern erfüllt. Nach $1^1/_2$ Monaten zeigt sich in lebhaft gewachsenen Kulturen, daß nur noch ganz geringe Spuren von Stärke in der ursprünglichen Spore vorhanden waren, während Keimschläuche und Rhizoiden vollkommen stärkefrei waren. Die

Anschwellung der Sporen war infolgedessen wieder vollkommen zurückgegangen.

Die geschilderte Erscheinung erklärt sich dadurch, daß die Glukose in den lebhaft gewachsenen Zellen entweder gar nicht mehr in Stärke umgewandelt, sondern gleich zum weiteren Stoffaufbau verwandt wird, oder daß die Zellen nicht mehr fähig sind, weitere Glukose aufzunehmen. — Es wurde daher untersucht, ob das Protonema imstande ist, vielleicht aus einer stärker prozentuierten Zuckerlösung noch Zucker aufzunehmen. — Hierzu wurde kräftig gewachsenes, stärkefreies Protonema in 10, 8, 6 und 4 % Traubenzuckerlösungen gebracht. — Bereits nach 5 Tagen zeigte sich namentlich in den Kulturen mit 4 und 6 % Glukoselösung in Keimschläuchen und Rhizoiden eine deutliche Vermehrung der Stärke. — Das Protonema hatte also die Fähigkeit, Glukose aufzunehmen, noch nicht verloren; es war also jedenfalls noch in lebhaftem Wachstum begriffen. In der Tat war das übertragene Protonema nach zwei Monaten noch stark gewachsen und die Stärke dann nach dieser Zeit wieder vollkommen geschwunden.

Es ließ sich auf diese Weise ein stattliches Protonema erzielen, das allerdings bei Kultur in völliger Dunkelheit nicht zur Knospenbildung zu bringen war.

Zusammenfassung.

I. Bedingungen der Keimung einiger Farnsporenarten in Licht und Dunkelheit.

A. *Osmunda regalis.*

1. Frische Sporen von *Osmunda regalis* keimen im Dunkeln bei gewöhnlicher Temperatur in destilliertem Wasser und entwickeln dabei — jedenfalls aus in der Spore aufgespeicherten Kohlehydraten — Stärke; die Keimung schreitet hier allerdings nur bis zum Platzen der Exine.

2. Ihre Keimung wird besonders befördert durch K_3PO_4, $Fe_2PO_4 + 8H_2O$ und einige organische Eisensalze: Ferr. Am. Citr., Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr. Bei Anwendung sämtlicher Nährsalze zeigt sich als Bedingung der Keimung im Dunkeln, daß jene in ziemlich verdünnten Lösungen angewendet werden, und zwar liegt das Optimum der Keimung im Dunkeln stets bei bedeutend schwächerer Konzentration der betreffenden Nährlösung als im Licht. Auch chemische Reizmittel — z. B. 0,001 % Fe_2Cl_6 und 0,001 % $FeSO_4$ — sind imstande, die *Osmunda regalis*-Sporen im Dunkeln zur Keimung und besonders zur Zellteilung anzuregen.

3. Der Verlust der Keimkraft der *Osmunda regalis*-Sporen tritt zuerst — etwa zwei Monate nach der Ernte — im Dunkeln und erst später — nach ca. vier Monaten — im Licht ein.

B. Bedingungen und Art der Keimung einiger Polypodiaceen.

1. Die Keimkraft der von mir untersuchten Polypodiaceen bei Lichtabschluß ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden:

a) Bei weitem am besten keimen im Dunkeln die Sporen von *Pteris aquilina* und *Scolopendrium officinarum.*

b) Im Verhältnis zu diesen beiden Arten ist die Keimkraft der folgenden: *Aspidium filix mas, Polypodium Dryopteris* und *Pteris cretica* bei Kultur im Dunkeln schon bedeutend geringer.

c) Die Sporen von *Aspidium aculeatum, Aspidium spinulosum* und *Balantium antarcticum* keimen nur ganz vereinzelt in völliger Dunkelheit.

d) Niemals habe ich im Dunkeln zum Keimen bringen können die Arten: *Asplenium lucidum. Alsophila australis* und *Polypodium aureum.* Stärkebildung wurde bei der Keimung in völliger Dunkelheit bei keiner der genannten Arten beobachtet.

2. Höhere Temperatur (25 ° und 30 ° C.) wirkte auf die Keimung sämtlicher von mir untersuchten Polypodiaceen in völliger Dunkelheit nachteilig ein.

3. Die Keimung in Licht und Dunkelheit ist zwar von der osmotischen Wirkung der einzelnen chemischen Substanzen nicht unabhängig, wird aber besonders vom chemischen Charakter der einzelnen Agentien beeinflußt.

4. Eine auffallende Steigerung des Wachstums ließ sich wie bei *Osmunda,* so auch bei den meisten übrigen Farnsporenarten durch Zusatz gewisser organischer Eisensalze: Ferr. Amm. Citr., Ferr. Kal. tartr. und Ferr. natr. tartr. erzielen. Kohlehydrate und besonders Glukose haben auf keine der untersuchten Arten eine sonderlich fördernde Wirkung. Die üblichen chemischen Reismittel — Fe_2Cl_6 und $FeSO_4$ in stark verdünnter Lösung, Fe- und Cu-wasser — sind nicht imstande, die nach meinen Erfahrungen im Dunkeln nicht keimfähigen Arten *(Asophila australis, Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum)* zum Keimen zu bringen.

5. Eine Neubildung von Clorophyll bei der Keimung von Farnsporen im Dunkeln findet nach meinen Beobachtungen nicht statt; für *Balantium antarcticum* ließ sich diese Tatsache nicht mit Sicherheit feststellen. Bei Kultur in Eisen- oder Kupferwasser am Licht findet eine weitgehende Zerstörung und keine Neubildung von Chlorophyll statt. Statt der gewöhnlich auftretenden grünen Chromatophoren finden sich in diesen Kulturen in den sonst normal entwickelten Keimschläuchen große farblose lichtbrechende Körper, die sich bei näherer Untersuchung als ansehnliche Stärkekörner herausstellten.

6. Ähnliche Deformationen, wie sie Fr. Schwarz an Wurzelhaaren beobachtete, ließen sich bei Kultur in destilliertem Wasser an den Rhizoiden der Farnsporen erzielen. Dieselben zeigten dann nicht ihre normale cylindrische Form, sondern waren an der Spitze breiter oder kugelförmig aufgetrieben. In hohen Konzentrationen Knopscher Nährlösung (4 % Knop), in denen die Rhizoidbildung unterdrückt ist, waren die Keimschläuche entsprechend deformiert;

sie schwollen blasenförmig an und traten bisweilen in Kugelform aus der geborstenen Sporenhaut heraus.

C. Über das Verhältnis von Keimschlauch- und Rhizoidbildung:

a) einiger Polypodiaceen.

Bei Kultur in gewöhnlichem destillierten Wasser bildeten sämtliche Arten erst Rhizoiden und später Keimschläuche aus; ausgenommen hiervon waren nur *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris*, deren Sporen in Aqua destillata im Licht zwar der Rhizoid-, nicht aber der Keimschlauchbildung fähig waren. Im Dunkeln keimten in Aqua destillata nur die Sporen von *Pteris aquilina*. Schwache Konzentrationen Knopscher Nährlösung befördern in Licht und Dunkelheit die Entwickelung des Rhizoids und unterdrücken die Bildung der Keimschläuche; hohe Konzentrationen beschleunigen die Keimschlauchbildung und halten das Wachstum des Rhizoids zurück. In völliger Dunkelheit tritt bei einigen Arten — *Pteris aquilina* und *Polypodium Dryopteris* — in höher prozentiger Knopscher Nährlösung der umgekehrte Fall ein, indem hier höhere Konzentrationen die Keimschläuche wieder gänzlich verschwinden lassen.

b) Die Sporen von *Pteris aquilina* bilden in N-freien Lösungen nur Rhizoiden und keine Keimschläuche aus. Einen ganz intensiven Einfluß auf die Ausbildung des Keimschlauches sowohl im Licht als auch im Dunkeln haben die Nitrate (KNO_3, $NaNO_3$, $Ca(NO_3)_2$), indem auf Lösungen von geeigneter Konzentration hier wie dort fast sämtliche Sporen Keimschläuche ausbilden. Nitrite in alkalischer Lösung, Ammonsalze und NH_3 in stark verdünnter Lösung stimmen bei Kultur im Licht in ihrer Einwirkung auf die Keimschlauchbildung mit den Nitraten fast vollkommen überein; bei Kultur der *Pteris aquilina*-Sporen im Dunkeln zeigt sich nur insofern ein Unterschied dieser Salze von den Nitraten, als in Lösungen derselben die Entwickelung der Keimschläuche bedeutend langsamer vor sich geht als in Nitratlösungen. Die Nitrate sind also für die *Pteris aquilina*-Sporen eine doch noch etwas bessere N-Quelle als die Nitrite und Ammonsalze.

Nitrite, in saurer Lösung zur Anwendung gebracht, wirken auf die *Pteris aquilina*-Sporen infolge des Freiwerdens der giftigen salpetrigen Säure tödlich, d. h. verhindern die Keimung vollkommen.

c) Die Sporen von *Aspidium filix mas* keimen im Dunkeln nicht in Aqua destillata, wohl aber in Knopscher Nährlösung; die Keimung wird sicher durch die Einwirkung der beiden in der Knopschen Nährlösung anwesenden Nitrate (KNO_3 und $Ca(NO_3)_2$) herbeigeführt, während die beiden anderen Salze (K_2HPO_4 und $MgSO_4$) auf die Keimung in völliger Dunkelheit gar keinen, auf die Keimung im Licht nur ganz geringen Einfluß haben, indem sie hier nur die Bildung vereinzelter Rhizoiden veranlassen.

Lösungen von Nitriten und Ammonsalzen sind — im Gegensatz zu den Nitratlösungen — nicht imstande, die Bildung des Keimschlauches herbeizuführen; es entstehen hier nur Rhizoiden, während auf Nitratlösungen in Licht und Dunkelheit Keimschläuche

zur Entwickelung kommen. Der Einfluß der Nitrate auf die Keimschlauchbildung der *Aspidium filix mas*-Sporen ist also noch weit förderlicher als bei den *Pteris aquilina*-Sporen.

d) Durch Kultur auf Leitfähigkeitswasser ließ sich bei einigen Arten — *Aspidium aculeatum* und *Aspidium spinulosum* — auch die Bildung der Rhizoiden unterdrücken, sodaß hier überhaupt keine Keimung eintrat. Bei den anderen Arten: *Pteris aquilina, Aspidium filix mas, Polypodium Dryopteris, Asplenium lucidum* und *Polypodium aureum*, die z. T. in gewöhnlichem destillierten Wasser Keimschläuche ausbilden, ließ sich durch den völligen Mangel an Nährsalzen wenigstens die Entwickelung von Keimschläuchen unterdrücken: es kamen hier nur Rhizoiden zur Entwickelung.

Die Rhizoiden waren in Leitfähigkeitswasser infolge des gänzlichen Fehlens von Salzen sehr stark verlängert, eine Erscheinung, die mit dem von Noll beobachteten „Hungeretiolement" der Wurzeln von Weizenkeimlingen zu vergleichen ist.

II. Bedingungen der Keimung einiger Moossporenarten in Licht und Dunkelheit.

1. Die Sporen von *Funaria hygrometrica* und *Bryum caespiticium* keimen bei Lichtabschluß in stark verdünnten Lösungen anorganischer Salze. Ein Unterschied in der Einwirkung der einzelnen angewandten Nährsalze auf den Prozentsatz und die Art der

(Fortsetzung des Textes siehe S. 114 unten.)

Tabelle I.

Keimung der Sporen von *Osmunda regalis* in Licht und Dunkelheit bei Kultur in Knopscher Nährlösung. (Prozentsatz der gekeimten Sporen nach 14 tägiger Kultur). Zählmethode.[1])

	Im Licht:	Im Dunkeln:
Knop 4 %	10 %	—
Knop 3 %	30 %	—
Knop 2 %	40 %	—
Knop 1.5 %	45 %	10 %
Knop 1 %	55 %	20 %
Knop 0,5 %	45 %	25 %
Knop 0.1 %	40 %	45 %
Knop 0,06 %	35 %	60 %
Knop 0,02 %	35 %	55 %
Knop 0,01 %	30 %	40 %
Knop 0.005 %	28 %	25 %

[1]) Es wurde eine gewisse Menge von Sporen gezählt und die Anzahl der von derselben gekeimten Sporen bestimmt; das Verhältnis der beiden erhaltenen Zahlen wurde in Prozente umgerechnet und dann auf dieselbe Weise der Prozentsatz von noch 2—3 anderen Mengen Sporen berechnet. — Das Mittel aus sämtlichen gewonnenen Ziffern ergibt dann einen annähernd genauen Wert für den Prozentsatz der gekeimten Sporen, der dann als Angabe für obige Tabelle verwendet wurde. — Dieselbe Methode wurde für sämtliche Tabellen angewandt, in denen sich in der Überschrift die Bemerkung „Zählmethode" findet.

Tabelle II.

Prozentsatz der gekeimten Sporen und Anzahl der gebildeten Zellen von *Osmunda regalis* bei Kultur im Dunkeln und gewöhnlicher Zimmertemperatur (19—21 ° C) nach 12 tägiger Kultur. Zählmethode.

Substrat	Keimung bei:	Anzahl der Zellen
Aqua destillata noch	keine Keimung	
Glukose 1 %	15 %	2—3 Zellen
Knop 0,1 %	20 %	2—3 Zellen
Knop 0,01 %	30 %	2—3 Zellen
$MgSO_4$ 0,1 %	30 %	3 Zellen
$MgSO_4$ 0,01 %	60 %	3 Zellen
$Ca(NO_3)_2$ 0,1 %	35 %	3 Zellen
$Ca(NO_3)_2$ 0,01 %	60 %	3—4 Zellen
K_3PO_4 0,1 %	35 %	3—4 Zellen
K_3PO_4 0.01 %	**80 %**	**5—6** Zellen
K_2HPO_4 0,1 %	40 %	4—5 Zellen
K_2HPO_4 0.01 %	65 %	4—5 Zellen
KH_2PO_4 0.1 %	40 %	4—5 Zellen
KH_2PO_4 0,01 %	60 %	5 Zellen
Ferr. Amm. Citr. 0,1 %	50 %	3—4 Zellen
Ferr. Amm. Citr. 0,01 %	**70 %**	**4** Zellen
Ferr. Kal. tartr. 0,1 %	50 %	4 Zellen
Ferr. Kal. tartr. 0.01 %	65 %	4 Zellen
Fe_2PO_4 0,1 %	50 %	4 Zellen
Fe_2PO_4 0,01 %	70 %	4—5 Zellen
Fe_2Cl_6 0,01 %	—	—
Fe_2Cl_6 0.005 %	40 %	4 Zellen
Fe_2Cl_6 0,001 %	70 %	4 Zellen
Fe_2SO_4 0,005 %	45 %	3—4 Zellen
Fe_2SO_4 0,001 %	60 %	4 Zellen

Tabelle III.

Prozentsatz der gekeimten Sporen der von mir untersuchten Polypodiaceen bei Kultur in vollkommener Dunkelheit und gewöhnlicher Temperatur 19—21 ° C. (Beobachtung nach $1^1/_2$ Monaten.) Zählmethode.

	Knop 1 %	Knop 0,12 %	Knop 0,01 %	Ferr. Am. Citr. 0.1 %	Ferr. Am Citr. 0,01 %
1. *Pteris aquilina*	35 %	97 %	75 %	50 %	95 %
2. *Scolopendrium officinarum*	30 %	95 %	70 %	50 %	90 %
3. *Aspidium filix mas*	20 %	40 %	35 %	30 %	45 %
4. *Polypodium Dryopteris*	8 %	45 %	35 %	15 %	30 %
5. *Pteris cretica*	8 %	25 %	20 %	10 %	30 %
6. *Aspidium spinulosum*	5 %	20 %	20 %	8 %	30 %
7. *Aspidium aculeatum*	—	15 %	10 %	5 %	15 %
8. *Asplenium lucidum*	—	—	—	—	—
9. *Alsophila australis*	—	—	—	—	—
10. *Polypodium aureum*	—	—	—	—	—

Tabelle IV.

Prozentsatz der gekeimten Sporen von *Pteris aquilina* nach 10 tägiger Kultur in Normallösungen verschiedener N-freier und N-haltiger Salze in Licht und Dunkelheit. Zählmethode. K = Keimschlauch, R = Rhizoid. N = Normal.

	KNO_3 im Licht	KNO_3 im Dunkeln	$MgSO_4$ im Licht	$MgSO_4$ im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	—	—	6 % R	5 % R
0,08 N	15 % K und R	8 % R	20 % R	7 % R
0,06 N	25 % K und R	20 % R	30 % R	9 % R
0,04 N	35 % K und R	20 % R, 10 % K	50 % R	15 % R
0,02 N	60 % K und R	35 % K und R	60 % R	20 % R
0,01 N	95 % K und R	70 % K und R	80 % R	25 % R
0.005 N	97 % K und R	97 % K und R	75 % R	30 % R

	NaCl im Licht	NaCl im Dunkeln	$Ca(NO_3)_2$ im Licht	$Ca(NO_3)_2$ im Dunkeln
0 5 N	—	—	—	—
0,1 N	2 % R	—	15 % K und R	—
0,08 N	15 % R	6 % R	20 % K und R	3 % R
0,06 N	20 % R	8 % R	35 % K und R	15 % R
0,04 N	20 % R	10 % R	50 % K und R	15 % R
0,02 N	30 % R	20 % R	70 % K und R	20 % K und R
0,01 N	40 % R	35 % R	80 % K und R	25 % K und R
0,005 N	85 % R	40 % R	95 % K und R	50 % K und R

	K_2HPO_4 im Licht	K_2HPO_4 im Dunkeln	Na_2HPO_4 im Licht	Na_2HPO_4 im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	—	—	—	—
0,08 N	8 % R	2 % R	—	—
0,06 N	15 % R	5 % R	15 % R	—
0,04 N	20 % R	10 % R	20 % R	5 % R
0,02 N	50 % R	18 % R	40 % R	8 % R
0.01 N	70 % R	20 % R	70 % R	15 % R
0.005 N	80 % R	30 % R	80 % R	20 % R

	$NaNO_3$ im Licht	$NaNO_3$ im Dunkeln	NH_4NO_3 im Licht	NH_4NO_3 im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0.1 N	5 % K und R	—	—	—
0,08 N	7 % K und R	3 % K und R	10 % K und R	—
0.06 N	30 % K und R	10 % K und R	15 % K und R	5 % R
0,04 N	70 % K und R	15 % K und R	20 % K und R	7 % R
0,02 N	75 % K und R	25 % K und R	35 % K und R	15 % R
0,01 N	90 % K und R	50 % K und R	40 % K und R	10 % K, 20 % R
0,005 N	85 % K und R	65 % K und R	80 % K und R	5 % K. 25 % R

	$(NH_4)_2SO_4$ im Licht	$(NH_4)_2SO_4$ im Dunkeln	NH_4Cl im Licht	NH_4Cl im Dunkeln
0,5 N	—	—	—	—
0,1 N	—	—	—	—
0,08 N	1% K und R	—	2% K und R	—
0,06 N	10% K und R	—	10% K und R	—
0,04 N	15% K und R	5% R	30% K und R	5% R
0,02 N	20% K und R	7% R	40% K und R	22% K, 25% R
0,01 N	80% K und R	22% K, 15% R	70% K und R	22% K, 27% R
0,005 N	85% K und R	4% K, 30% R	75% K und R	22% K, 30% R

	KNO_2 im Licht	KNO_2 im Dunkeln
0,5 N	—	—
0,1 N	—	—
0,08 N	3% K und R	—
0,06 N	10% K und R	—
0,04 N	30% K und R	5% R
0,02 N	40% K und R	30% R
0,01 N	85% K und R	50% R
0.005 N	90% K und R	70% R

Tabelle V.

Prozentsatz der gekeimten Sporen von *Pteris aquilina* in angesäuerter Nitritlösung (KNO_2 $^{norm.}$ + KH_2PO_4 $^{norm.}$) und in Normallösungen der einzelnen Agenzien KNO_2 und KH_2PO_4. Beobachtung nach 8tägiger Kultur. K = Keimschlauch, R = Rhizoid, N = Normal. Zählmethode.

	im Licht		KH_2PO_4 im Licht	KNO_2 im Licht
KNO_2 0,01 N + KH_2PO_4 0,005 N	—	0,005 N	80% R	95% K und R
KNO_2 0,01 N + KH_2PO_4 0,01 N	—	0,01 N	60% R	70% K und R
KNO_2 0,01 N + KH_2PO_4 0,02 N	—	0,02 N	30% R	50% K und R
KNO_2 0,01 N + KH_2PO_4 0,04 N	—	0,04 N	10% R	20% K und R

Tabelle VI.

Keimung von *Aspidium filix mas* — Sporen in Normallösungen N-haltiger und N-freier Salze. Beobachtung nach 18tägiger Kultur. K = Keimschlauch, R = Rhizoid. Zählmethode.

	KNO_3 im Licht	KNO_3 im Dunkeln	KNO_2 im Licht	KNO_2 im Dunkeln
0,04 N	—	—	—	—
0,02 N	15% R	—	10% R	—
0,01 N	30% K und R	5% R	50% R	5% R
0,005 N	95% K und R	15% K und R	70% R	10% R

	NH_4Cl im Licht	NH_4Cl im Dunkeln	K_2HPO_4 im Licht	K_2HPO_4 im Dunkeln
0.04 N	5 % R	—	—	—
0.02 N	30 % R	—	—	—
0.01 N	90 % R	5 % R	—	—
0.005 N	80 % R	10 % R	—	—

	$MgSO_4$ im Licht	$MgSO_4$ im Dunkeln	NaCl im Licht	NaCl im Dunkeln
0.04 N	—	—	—	—
0.02 N	—	—	—	—
0.01 N	15 % R	—	10 % R	—
0.005 N	20 % R	—	20 % R	—

Tabelle VII.

Prozentsatz der gekeimten Sporen von *Funaria hygrometrica* nach 14tägiger Kultur in Knopscher Nährlösung in Licht und Dunkelheit. Zählmethode.

	Im Licht	Im Dunkeln
Knop 1 %	55 %	—
Knop 0.5 %	60 %	—
Knop 0.12 %	45 %	—
Knop 0.06 %	40 %	5 %
Knop 0.03 %	40 %	8 %
Knop 0.01 %	35 %	30 %

Keimung genannter Moossporen wurde nicht gefunden. Die Erscheinung ist jedenfalls der geringen osmotischen Druckwirkung der dem Wasser zugefügten Spuren von Salzen zuzuschreiben.

Die Keimung der Sporen der beiden oben genannten Moose in völliger Dunkelheit wird stark befördert durch Lösungen einiger organischer Eisensalze: Ferr. Kal. tartr., Ferr. natr. tartr. und Ferr. Amm. Citr.

2. Die Sporen von *Polytrichum commune* sind weder in verdünnten Lösungen anorganischer Salze, noch in solchen der erwähnten organischen Eisensalze im Dunkeln zu keimen imstande.

Literatur-Verzeichnis.

1903. Benecke, W.: Über die Keimung der Brutknospen von *Lunularia cruciata*. (Botan. Zeitung. 1903. Heft 2.)

1868. Borodin, J.: Bull. de l'Académie Imp. des sciences de St. Pétersbourg. T. XII. 1868. S. 432—438.

1902. Haberlandt: Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. (Sitzungsbericht der Akademie in Wien. Math.-naturwissensch. Abteilung. 1902. S. 69.)

1897. Heald, E.: Gametophytic regeneration as exhibited by mosses, and conditions for the germination of cryptogam spores. [Inaugural Dissertation.] Leipzig 1897.

1901. Karsten: Über farblose Diatomeen. (Flora. Bd. LXXXIX. 1901. Ergänzungsband. S. 404.)

1872. Kny: Jahrbuch für wissenschaftliche Botanik. T. VIII. 1872. S. 4

1903. Küster, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903. S. 37.

1876. Leitgeb, H.: Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. (Sitzungsbericht der Akad. der Wissenschaften in Wien. Bd. LXXIV. 1876. S. 1.)

1877. Milde: Botanische Zeitung. Bd. XXXV. 1877. S. 44—45.

1901. Noll, F.: Über das Etiolement der Pflanzen. (Separatabdruck aus den Sitzungsberichten der niederrheinischen Gesellschaft f. Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1901. S. 7.)

1897. Pfeffer, W.: Pflanzenphysiologie. S. 395.

1881. Sadebeck: Die Gefäßkryptogamen. (Schenk, Handbuch der Botanik. Breslau 1881.)

1875. Schellting: Einige, die Entwickelung der Farnprothallien betreffende Fragen. (Bull. d. Kaiserlich Neurussischen Universität. Bd. XVII. 1875.) [Russisch.]

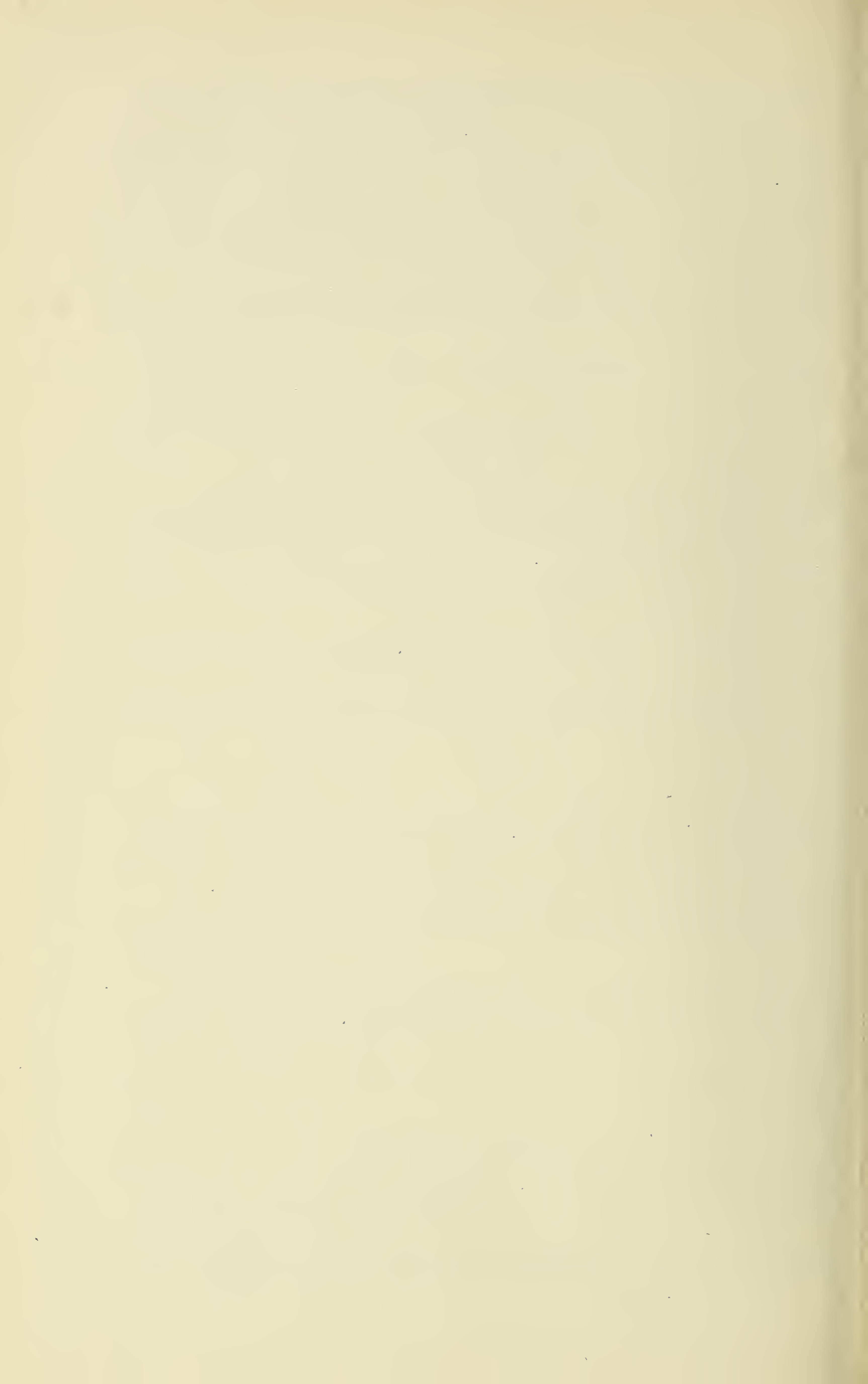
1870. Schmidt: Über einige Wirkungen des Lichtes auf Pflanzen. Breslau 1870. S. 20.

1902. Schulz, N.: Über die Einwirkung des Lichtes auf die Keimungsfähigkeit der Moose, Farne und Schachtelhalme. (Beihefte zum Botan. Centralblatt. Bd. XI. 1902.)

1883. Schwarz, Fr.: Die Wurzelhaare der Pflanzen. (Untersuchung aus dem botan. Institut zu Tübingen, herausgegeben von Pfeffer. Bd. I. Heft 2. Leipzig 1883.)

1905. Treboux, O.: Zur Stickstoffernährung der grünen Pflanze. — Vorläufige Mitteilung. — (Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 22. 1905. S. 570—572.)

1900. Zumstein: Zur Morphologie und Physiologie der *Euglena gracilis*. (Pringsheim's Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. XXXIV. 1900. S. 149.)



Das Blatt der Gattung *Meliosma* (Sabiaceen) in anatomischer Hinsicht.

Von

Dr. **H. Dihm,**

Gräfelfing b. München.

Mit Tafel V u. VI.

Die in mannigfacher Hinsicht sehr interessante Sabiaceengattung *Meliosma* scheint ihrer Natur nach noch nicht so vollständig erkannt zu sein, wie es, zumal für die Bestimmung sterilen Materials in den verschiedenen Herbarien, wünschenswert wäre. Jedenfalls sind die Untersuchungen über den Gegenstand noch keineswegs so abgeschlossen, daß man nicht noch eine Reihe von interessanten Ergebnissen erwarten könnte, wie solches bereits aus dem geringen Umfange der darüber vorhandenen Literatur hervorgeht.

Die nachfolgenden Untersuchungen sind zunächst dem Blattbau in anatomischer Hinsicht gewidmet, und das Resultat derselben ist insofern günstig, als Merkmale aufgefunden wurden, welche es möglich machen, selbst spärliches und steriles Material mindestens seiner Natur nach als der Gattung *Meliosma* angehörend, in einer Reihe von Fällen sogar in seinen spezifischen Charakteren zu erkennen. Ein Versuch, mittels der anatomischen Methode die Gattung zu bestimmen, ist bereits durch die Untersuchungen Gilg's gemacht worden, deren Ergebnis Urban in der Schrift: Über die Sabiaceengattung *Meliosma* mitteilt, wie folgt: „Herr Dr. Gilg, welcher auf meine Veranlassung eine kurze anatomische Untersuchung vornahm, fand nun auch in den Blattstielen ein vortreffliches Kennzeichen, so daß man selbst steriles Material mit Sicherheit als der Gattung zugehörig nachweisen kann: Der hohle Blattstiel ist wie ein Stengel gebaut und zeigt kreisförmig angeordnete Gefäßbündelstränge.“ Eine Prüfung dieser angeblichen Verhältnisse konnte dieselben indessen nur zum Teil bestätigen, wonach also eine Sicherheit dieser Erkennungszeichen wohl kaum bestehen kann. Dieser auf dem Querschnitt ringförmig angeordnete Gefäßbündelstrang findet sich nämlich nur in der Rhachis der mit

gefiederten Blättern versehenen Arten und selbst dort nur gegen die Mitte und Spitze hin, während gegen die Basis, in dem eigentlichen Blattstiel neben diesem ringförmig geschlossenen, zuweilen sogar an einer Seite offenen Gefäßbündelstrang noch zwei kleinere, völlig isolierte in seiner Nachbarschaft zu beobachten sind. Diese kleineren Stränge laufen eine Strecke neben dem größeren völlig getrennt einher und verschmelzen erst später sehr allmählich. Diese Vereinigung ist indessen keine so vollkommene, daß sie nicht selbst auf dem geschlossenen Ringe bei genauer Beobachtung wahrzunehmen wäre. In den Blattstielen der ungefiederten Blätter ist diese Eigentümlichkeit noch weit deutlicher. Der Gefäßbündelstrang ist hier sogar meist hufeisenförmig im Querschnitt und etwas entfernt von den beiden Armen sind die beiden Nachbarstränge völlig getrennt sichtbar. Erfolgt eine Schließung des Hauptstranges nun im Stiel gegen die Blattspitze hin, so kann man dieselbe nicht als Ring bezeichnen, sondern annähernd als Kreissegment, dessen peripherischer Teil unterseits und dessen Sehne oberseits des Blattstieles orientiert ist. Die in der Nähe der letzteren hinziehenden beiden kleineren Stränge verschmelzen nur unvollkommen mit dem größeren und bewahren immer eine gewisse Selbständigkeit. Die Erwähnung also, daß der Blattstiel bei unserer Gattung wie ein Stengel gebaut sei, bestätigt sich in der Mehrzahl der Fälle nicht ohne weiteres und kann nur in der Minderzahl und selbst da nur vergleichsweise bestehen bleiben. — Um nun die Gattung an sterilem Material mit Sicherheit zu erkennen, werden wir uns nach anderen Merkmalen umsehen müssen. Diese sind uns nun gegeben in dem sehr eigentümlichen Bau des Pallisadengewebes. Betrachten wir dasselbe auf dem Blattquerschnitt, so werden wir gewahr, daß jede einzelne dieser zylindrischen scheinbaren Zellen nicht, wie es im allgemeinen der Fall zu sein pflegt, ein Zellindividuum vorstellt, sondern daß mehrere derselben nur die Arme einer größeren Basal- oder Hauptzelle sind, mit welcher sie ohne Scheidewand in Verbindung stehen. Ein solches Zellindividuum des Pallisadengewebes könnte man seinem Aussehen nach am besten korallenförmig nennen. Diese Eigentümlichkeit findet sich nun bei sämtlichen untersuchten Arten der Gattung *Meliosma* ausnahmslos bald mehr bald weniger deutlich erkennbar. Oft sind die Arme dünn, fadenförmig verlängert und gehen zahlreich von ihrer Basalzelle aus, oft sind es nur wenige, zwei oder drei, kürzer und derber gebaut. Überhaupt ist die Gestaltung dieser Zellen sehr variabel und für die Art meist charakteristisch, aber überall ist diese auffallende Zellbildung ohne Schwierigkeit festzustellen und nur bei *M. alba* machte ihre sichere Erkennung einige Mühe. Es wird bei der genaueren Besprechung dieser Art noch näher darauf eingegangen. — Eine ähnliche Ausbildung dieser „Armpallisaden“ scheint bisher noch nirgends in dieser Vollendung beobachtet zu sein. Denn diejenigen Fälle, welche Haberlandt (Physiolog. Pflanzenanatomie 1896) erwähnt, können hiermit kaum verglichen werden. Es heißt daselbst (S. 228): „Als eine merkwürdige und für die Erklärung der Pallisadenzellform wichtige Abweichung von der typischen Ausbildung sind die

Armpallisaden zu erwähnen, bei welchen die Pallisaden nicht ganze Zellen, sondern bloß Zellarme vorstellen" und ferner (S. 238): „Dasselbe kommt in allen großen Abteilungen der Gefäßpflanzen, bei den Dicotylen und Monocotylen, den Gymnospermen und häufig auch bei den Pteridophyten vor. Unter den Dicotylen sind es die bereits erwähnten Ranunculaceen, welche ein (aus verschiedenartig gebauten) Armpallisadengewebe aufweisen, ferner die *Sambucus*-Arten, unter den Monocotylen verschiedene *Bambusa*- und *Arundinaria*-Species, ferner *Elymus-*, *Calamagrostis*-Arten und *Alstroemeria psittacina*. Unter den Gymnospermen sind die *Pinus*- und *Cedrus*-Arten zu nennen. Unter den Formen *Aspidium aculeatum* und *Sieboldii, Lomaria gibba, Todea aspera,* verschiedene *Adiantum*-Arten und *Didymochlaena sinuosa.*" Ein Vergleich dieser Armpallisaden mit denen der Gattung *Meliosma* läßt erkennen, daß die letzteren in der Mehrzahl der Fälle vollkommen abweichend gebaut sind und diese Gattung anatomisch besonders auszeichnen. Nur die Pallisaden der letzterwähnten *M. alba* und, wenn man will, noch die der einen oder der andern Art zeigen eine gewisse Ähnlichkeit mit den von Haberlandt skizzierten Formen.

Die Frage, ob ähnliche Verhältnisse sich bei den verwandten Sabiaceengattungen vorfinden, kann ich zunächst nur für *Sabia* beantworten. Nur bei einer Art, *S. campanulata,* war es mir möglich, Anklänge hieran zu finden, gewissermaßen nur Spuren solcher Teilungen der Zellen und zwar nur in höchst vereinzelten Fällen. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei dieser Gattung hinsichtlich der Pallisadenzellen nichts auffallendes zu bemerken ist. Für die dritte Gattung *Ophiocaryon* muß die Frage noch offen bleiben. — Was den weiteren Blattbau der Gattung *Meliosma* betrifft, so ist zunächst das Schwammparenchym bemerkenswert. Dieses zeigt eine bald dichtere, bald lockere Textur und diese ist für die betreffende Art innerhalb enger Grenzen schwankend ziemlich konstant. Die Gestalt der Zellen ist in den meisten Fällen „sternförmig" und zwar nach allen Seiten des Raumes, sodaß der Blattquerschnitt hier nahezu dasselbe Bild gewährt wie der Flächenschnitt durch das Schwammgewebe. Bei der Besprechung der einzelnen Arten soll der Kürze wegen die Bezeichnung „sternförmig" für diese Ausbildung des ganzen Mesophylls angewandt werden. Anders verhält es sich bei einer Anzahl weniger Arten, die hierdurch wohl charakterisiert werden. Die Zellen des Mesophylls sind dort „parallel" geschichtet, das heißt: Die sternförmige Gestalt ist nur in einer Ebene, der der Blattfläche ersichtlich. Beispiele: *Meliosma confusa, cuspidata, nitida, alba, glabrata.* Im Querschnitt des Blattes sind diese Zellen von länglich ovaler, fast regelmäßiger Form und schichten sich in mehreren parallelen Reihen übereinander. — Weiter sind vereinzelte Fälle zu verzeichnen, wo eine Kombination beider Formen der Zellen das Schwammgewebe bestimmter Arten charakterisieren. Es geschieht dies in der Weise, daß gegen die Blattoberseite an das Pallisadengewebe anschließend die „sternförmige" Ausbildung beginnt, welche gegen die Unterseite in parallele Schichtung übergeht. Beispiele: *Mel. grandifolia, Herbertii, sinuosa,*

Sellowii. Auch das dichtere und lockere Gefüge zeigt Kombinationen in der Weise, daß es gegen die Pallisaden hin dicht- und kleinzellig, gegen die Unterseite auffallend locker wird und mit großen Atemhöhlen versehen ist. Der Übergang ist hierbei ziemlich unvermittelt, wodurch das Auffallende dieses Umstandes wesentlich erhöht wird. Diese Eigentümlichkeiten finden sich immer nur bei einer oder mehreren bestimmten Arten, niemals wurden qualitative Abweichungen davon innerhalb derselben Species festgestellt.

Der Übergang des Schwammgewebes zum Pallisadengewebe findet bei manchen Arten fast unmerklich statt und man gewinnt durch die bei verschiedenen amerikanischen Arten besonders ausgeprägte Gestaltung des Basalteiles der Pallisadenzellen den Eindruck, als ob das Pallisadengewebe nur eine veränderte Form der Zellen des Schwammparenchyms wäre. Es sind hier nämlich die Hauptkörper der Pallisadenzellen, von welchen die einzelnen Arme ausgehen, nicht fest zusammenschließend, sondern durch Intercellularräume derart gestaltet, als ob diese Basalteile von oben nach unten zusammengedrückt wären. Hierdurch ergibt sich eine Zelle, deren Ähnlichkeit mit den darunter folgenden des Schwammgewebes nicht zu verkennen ist. Diese Verhältnisse lassen sich beinahe überall in mehr oder weniger auffallender Weise beobachten. In den augenfälligsten Beispielen erscheinen die Pallisadenarme geradezu als längere, regelmäßig zusammenliegende Ausstülpungen der obersten Schicht von Schwammparenchymzellen, wenn wir die Basalteile der Armpallisaden dank ihrer eigenartigen Beschaffenheit so ansprechen wollen. Die als einzelne Zellen funktionierenden Arme einer tiefer liegenden Zelle sind keine selbständigen Zellen, wie es eben der normale Blattbau zeigt, sondern Ausstülpungen einer Schicht von Schwammparenchym-Zellen ohne differenzierende Zellwand, mit jenen in unmittelbarstem Zusammenhang stehend. Angesichts dieser Erscheinung liegt es wohl nahe, die Pallisadenzellen bei unserer Gattung geradezu als ein für ihren physiologischen Zweck umgewandeltes Schwammgewebe anzusehen, zum mindesten aber Rückschlüsse auf die Entwicklungsgeschichte der Pallisadenzellen überhaupt zu machen. Es wäre vielleicht eine dankbare Aufgabe, dieser Frage unter Berücksichtigung der sehr instruktiven Verhältnisse bei *Meliosma* näher zu treten.

Gleichwie das Pallisaden- und Schwammgewebe zeigen auch die übrigen anatomischen Verhältnisse des Blattbaues bei *Meliosma* viel übereinstimmendes. Mit wenigen Ausnahmen ist die Beschaffenheit des Blattes eine starre, lederartige. Die erstere Eigenschaft wird zunächst bedingt durch die entsprechende Ausbildung der Nerven. Diese bilden im allgemeinen ein enges, besonders auf der Blattunterseite scharf hervortretendes Netz. Die größeren Nerven sind im allgemeinen durch den ganzen Blattkörper hindurchgehend und zeigen im Querschnitt eine trägerartige Form, wodurch die Biegfähigkeit des Blattes sehr vermindert wird. Die Sklerenchymelemente dieser Gefäßbündel sind fernerhin stark, zuweilen auffallend stark entwickelt und bilden im Querschnitt häufig kreisrunde, geschlossene Ringe, ein Umstand, welcher zur Festigkeit des Blattes

ebenfalls wesentlich beiträgt. Allerdings sind eine Reihe von Arten vorhanden, in der Minderzahl indessen, auf welche dies keine Gültigkeit hat. Die Sklerenchymelemente sind dann wenig entwickelt und selbst die größeren Nerven sind in das Schwammgewebe eingebettet und zeigen die trägerartige Ausbildung nicht. — Die Epidermis, zumal die oberseitige, ist in der Regel von ansehnlicher Dicke und infolge ihrer derben Cuticula zeigt das Blatt häufig eine lederartige Beschaffenheit. Die Vertikalwände ihrer Zellen weisen nicht selten eine für die jeweilige Art typische, eigentümliche Faltung auf, wodurch die Festigkeit des Blattbaues ebenfalls gehoben zu werden scheint. — Die Spaltöffnungen sind ausschließlich auf die Blattunterseite beschränkt, dort im allgemeinen der Epidermis eingesenkt und meistens sehr zahlreich vorhanden. Ihrer Form nach wechseln sie vom langgestreckten, schmalen Oval zur kreisrunden, nicht selten sogar zur querovalen. Solche Verschiedenheit ist sogar auf demselben Blatte bei gewissen Arten wahrzunehmen und in diesem Falle ist auch die sonst regelmäßige Form häufig gestört und der Umriß der Schließzellen wird unbestimmt. Die Nebenzellen weichen ihrer Form nach und selbst in der Größe kaum von den übrigen Epidermzellen ab. Der Zahl nach gewöhnlich 4, steigt diese auch auf das doppelte. Die Größe der Spaltöffnungen ist beträchtlich, zuweilen sogar auffallend, übrigens nicht selten bei demselben Individuum verschieden, doch weisen selbst die kleinsten, welche beobachtet wurden, noch eine ansehnliche Größe auf. Zu erwähnen sind noch die an den Berührungspunkten der Schließzellen häufig auftretenden rundlichen Verdickungen, die bei einzelnen Arten sehr auffallend werden, lappenartigen Ausbuchtungen oder Anhängseln ähnlich sehen und dann für die Spezies charakteristisch werden. Diese Erscheinung ist durch die ganze Gattung sehr verbreitet, zuweilen nur spurenweise zu beobachten, aber selten gänzlich fehlend. — Die Cuticula der Epidermis ist in der Regel glatt, doch ist bei einzelnen Arten eine Skulptur derselben bemerkbar. Diese tritt dann als feine Streifung auf und ist bisweilen sogar auf den Gliedern vorhandener Drüsenhaare bemerkbar. Im allgemeinen jedoch ist die Skulptur der Cuticula bei *Meliosma* von untergeordneter Bedeutung, wenn man nicht hierzu die sehr eigentümliche Granulierung der unterseitigen Epidermis bei *M. rigida* zählen will. Hier wird dieselbe zu einem hervorragenden Artkennzeichen, dem nichts ähnliches zur Seite steht. Bei Besprechung dieser Art soll darauf näher eingegangen werden. —

Die Trichomentwicklung ist bei den verschiedenen Arten sehr mannigfaltig. Neben völlig kahlen Blättern finden sich Arten mit reichlicher Behaarung. Auch innerhalb derselben Art ist die geringere und stärkere Behaarung schwankend, zumal bei Blättern verschiedener Entwicklungsstadien und wird jedenfalls auch durch den Standort der Pflanze modifiziert. Wesentlicher als die Frequenz ist die Form der Haare. Obgleich die Grundform für alle Arten im wesentlichen dieselbe ist und als Borstenhaar aufzutreten pflegt, findet doch innerhalb derselben eine solche Mannigfaltigkeit statt in der Länge, Anzahl der Glieder, Form derselben, Dicke, Form

und Zahl der Basalglieder, daß die jedesmalige Haarform ein Charakteristikum für die Art abgeben kann. Zum mindesten lassen sich gewisse Arten dank ihrer prägnanten Haarform zu gewissen Gruppen vereinigen, aus denen sich dann die Art durch andere Merkmale mehr oder weniger sicher feststellen läßt. Diese Borstenhaare sind durchweg in eine feine Spitze ausgezogen und sitzen meistens einer oder mehreren Basalzellen auf. Zu bemerken ist übrigens, daß auf derselben Art öfters Borstenhaare verschiedener Gestalt auftreten, und zwar erstreckt sich diese Verschiedenheit in der Regel auf die Unterschiede der Blattfläche selber. Die Unterseite, welche meist von der Trichomentwicklung bevorzugt ist, zeigt gewöhnlich längere und wesentlich modifizierte Haare, als die Blattoberseite, auf welcher die Nervenrinnen meist mit Haaren bekleidet sind. Die Oberfläche der Haarzellen ist in der Mehrzahl der Fälle glatt, nur vereinzelt wird eine Körnelung oder besser Strichelung zu beobachten sein. In solchen Fällen ist wiederum ein Kennzeichen für die Art gegeben. — Drüsenhaare fehlen wohl keiner der Arten, und die sehr vereinzelten Fälle, wo solche völlig vermißt wurden, sind wohl durch den mangelhaften Erhaltungszustand des Materials bedingt. Was von den Borstenhaaren gesagt wurde, gilt auch für die Drüsenhaare. Dieselben zeigen einen womöglich noch einförmigeren Charakter. Es sind bald kürzere, bald längere, aus mehreren cylindrischen Zellen bestehende Gebilde, welche mit einem sehr zartwandigen Drüsenkopf abschließen. Der letztere bedingt im allgemeinen die Verschiedenheit der Drüsenhaare. Bald ist er einzellig keulenförmig, eirund oder kugelig, ebenso oft durch eine Längswand in 2 Hälften geteilt, so daß er von bestimmter Seite gesehen herzförmig erscheint. Ebenso variabel, wie die Form der Drüsenzelle ist ihre Größe gleichwie die Länge des ganzen Haares und seiner einzelnen Glieder. Mit einer einzigen Ausnahme sind diese Drüsenhaare umgebogen, so daß der Drüsenkopf der Epidermis des Blattes aufliegt, bei *M. celebica* sogar schneckenförmig eingerollt. Die Blattunterseite wird von diesen Haaren entschieden bevorzugt und während vorkommenden Falles die Drüsenhaare auf der Oberseite immer nur sparsam auftreten, finden sie sich auf der Unterseite oft in überraschender Anzahl. Die einzige Ausnahme von dem gewöhnlichen Typus der Drüsenhaare findet sich bei *M. Schlimii.* Die Drüsenhaare dieser Art sind so abweichend, daß sich kein Analogon in der ganzen Gattung auffinden läßt, was für die Erkennung der Art von größtem Nutzen ist. Die nähere Schilderung erfolgt an geeigneter Stelle, sodaß hier dieser kurze Hinweis genügt.

Bei allen Arten von *Meliosma* finden sich Kristallablagerungen vor, meist in Form von sternförmigen Drusen. Doch finden sich auch kompakte Konglomerate von kugeliger Gestalt. Diese erfüllen alsdann das ganze Zelllumen und sehen Sphäriten nicht unähnlich. Das Vorkommen dieser Ablagerungen ist gewöhnlich auf die nähere Umgebung der Nerven beschränkt, während das Auftreten im Mesophyll als spärlich zu bezeichnen ist. Das Auftreten als Kristallsand in den langgestreckten Zellen der Gefäßbündel wurde nur bei zwei Arten beobachtet. —

Sekretbehälter fehlen dem Blatt unserer Gattung und das Auftreten von Kieselsäure, welches bei zwei Arten festgestellt wurde, ist nicht an bestimmte Organe gebunden, sondern zerstreut innerhalb der Zellen des Schwammparenchyms. Dies konnte sogar erst durch besondere Hilfsmittel nachgewiesen werden, indem die schwer sichtbaren Kieselabscheidungen sichtbar gemacht wurden. Ob die in Rede stehenden Ablagerungen nur auf zwei Arten beschränkt seien, muß noch dahingestellt bleiben, da das Auftreten von Kieselsäure bei diesen keineswegs konstant ist und manchen Exemplaren gänzlich fehlt. Da mir nun vielfach nur spärliches Material zu Gebote stand, will ich diese Frage über die weitere Verbreitung zunächst noch offen lassen. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß sich Kieselablagerungen auch bei anderen Arten nachweisen lassen. —

Vorstehendes soll in Kürze den anatomischen Bau des Blattes von *Meliosma* im allgemeinen skizzieren. In folgendem wird die genauere Mitteilung der Untersuchungsresultate erfolgen. Zunächst sollen dabei die asiatischen Arten und ferner die amerikanischen berücksichtigt werden, wobei aus praktischen Gründen die Anordnung in alphabetischer Folge gewählt wurde.

Das Material für die durchgeführten Untersuchungen umfaßt 43 Arten in zahlreichen Exemplaren, ist also nahezu vollständig. Es wurde mir von Herrn Prof. Radlkofer in bereitwilligster Weise zugänglich gemacht. Hierfür sowohl, wie durch seine wertvollen Ratschläge und Unterstützung bei der Bearbeitung des Materials sei Herrn Prof. Radlkofer mein verbindlichster Dank ausgesprochen.

A. Asiatische Arten.

1. *Meliosma angulata* Bl.

Untersuchungsmaterial: Java 211. Herb. Lugd. Batav. (Herb. berolin.). Diese Art ist anatomisch gut charakterisiert durch die Horizontalteilung der oberseitigen Epidermzellen, welche als konstantes Merkmal gelten kann. Diese Teilung durch eine Horizontalwand findet sich am häufigsten in der Nähe der nach oben hier etwas herausgewölbten Nerven. Die Wände dieser Epidermis sind in der Flächenansicht rein polygonal, ebenso wie auch die der unterseitigen Epidermis. Die Spaltöffnungen sind zahlreich, im Umriß eiförmig. Die Nerven sind durchgehend, die größeren an der Unterseite des Blattes scharf kielförmig vorspringend. Kristalldrusen sind sehr zahlreich in Begleitung der Nerven, jedoch auch im Mesophyll nicht selten. Ihr Aussehen ist mehr das eines Konglomerats von Einzelkristallen, welch letztere auch vereinzelt aufzutreten pflegen. Die Armpallisadenzellen sind langgestreckt, das Mesophyll sternförmig. Trichome treten nur als Drüsenhaare an der Unterseite des Blattes auf. Dieselben sind 3—4-gliedrig, umgebogen und mit eiförmigem, ungeteiltem Drüsenkopf versehen.

2. *Meliosma Arnottiana* Walp.

Untersuchungsmaterial:

1. Nilaghiri (Ind. or.) leg. Metz (ed. Hohenacker Nr. 1541) Herb. Boissier, Steudel usw.
2. Ceylon leg. Thwaites C. N. 293.
3. Nilaghiri (Ind. or.) Herb. Hook. fil. A. Thoms.
4. Nilaghiri leg. Lechenault Nr. 301.
5. Ceylon leg. Walker Nr. 147 et 1285.
6. leg. Perrottet Nr. 199 Herb. Turcz.
7. Penins. Ind. or. Nr. 546 Herb. Wight.

Das reichlich vorhandene Untersuchungsmaterial zeigte im Blattbau untereinander keine nennenswerten Unterschiede, zumeist in quantitativer Beziehung hinsichtlich der Behaarung. Die Epidermzellen der Oberseite sind meist polygonal, zuweilen mit schwach gewundenen Rändern, die der Blattunterseite sind stärker gewunden, nicht selten aber gleichfalls annähernd polygonal. Diese Unterschiede scheinen hauptsächlich durch den Entwicklungszustand des betreffenden Blattes bedingt zu sein. Die Spaltöffnungen sind in der Regel rundlich, doch ist auch die länglich ovale Form zu beobachten. Die Armpallisadenzellen (Fig. 1) sind ziemlich dünn und langgestreckt. Die Nerven sind durchgehend und nur die kleinsten sind eingebettet. Das Schwammgewebe ist sternförmig. Kristalldrusen wurden selten und nur sehr vereinzelt in Begleitung der Nerven beobachtet. Nur bei einem Exemplar zeigten sich zahlreichere Ablagerungen. Die Trichombildung ist stark entwickelt, zumal auf der Blattunterseite. Es sind zumeist langgestreckte Borstenhaare (Fig. 2) aus 4—5 annähernd gleich langen oder gegen die Basis verkürzten Gliedern bestehend. Die Behaarung erwies sich bei den einzelnen Exemplaren sehr wechselnd, fast kahle Formen und stark behaarte, jedoch ist der Charakter der Haarform selber durchgehends konstant. Die Blattunterseite wird von der Behaarung bevorzugt, doch ist auch die Oberseite, zumal die rinnigen Vertiefungen über den Nerven, nicht frei davon. An dieser Stelle sind die Haarformen etwas abweichend von jenen der Unterseite gestaltet. Sie sind kürzer und dünner und zählen nicht selten 7—8 gleich lange Glieder. Drüsenhaare (Fig. 3), sind überall zahlreich auf der Unterseite zu finden. Sie zeichnen sich durch die Länge der aus 3—4 Zellen bestehenden Glieder aus. Auch das Drüsenköpfchen besteht aus einer lang gestreckten einfachen und dünnwandigen Zelle. Die Drüsenhaare sind an der zweiten Basalzelle gewöhnlich scharf umgebogen. — Wie bei *Meliosma nitida* beobachtete ich auch hier die eigentümlich geformten Kieselablagerungen, worüber bei der erwähnten Art noch näheres mitgeteilt werden soll, jedoch nicht so zahlreich auftretend.

3. *Meliosma cambodiana* Pierre.

Untersuchungsmaterial: Cambodia leg. L. Pierre Nr. 645. Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, nach außen hin

mit gewundenen Rändern. Die Epidermis selber ist von ansehnlicher Dicke, die Cuticula ist derb. Die Epidermzellen der Blattunterseite sind polygonal. Die Spaltöffnungen sind verhältnismäßig klein, zahlreich und von ovaler Form. Das Mesophyll ist sternförmig und auffallend dicht. Das Pallisadengewebe besteht aus ziemlich kurzen und dünnen Zellen. Die Nerven sind durchgehend. Der Gefäßbündelstrang ist im Querschnitt kreisrund und sehr kräftig entwickelt, wie überhaupt die ganze Textur des Blattes eine starre und derb lederartige Beschaffenheit bedingt. Kristallkonglomerate sind sehr zahlreich. Sie sind groß und kompakt, das Lumen der Zelle ganz ausfüllend; auch sind Einzelkrystalle keine seltene Erscheinung. Von Trichombildung sind nur die nicht sehr zahlreich auftretenden Drüsenhaare zu erwähnen. Dieselben sind in der Regel 4gliedrig, umgebogen und mit einem gestreckten, keulenförmigen Drüsenkopf versehen. Die Cuticula ihrer Zellen zeigt eine zarte Längsstreifung.

4. *Meliosma celebica* Warb.

Untersuchungsmaterial: Celeb. Bojong. Warbg. 15416. Die Epidermzellen der Oberseite sind weitlumig, polygonal, nach außen hin gewunden, die der Unterseite stark gewunden mit winkligen Biegungen der Wände. Spaltöffnungen groß, länglich oval. Die Pallisadenzellen sind ziemlich kurz, das Schwammgewebe ist gegen die Unterseite ziemlich locker, gegen die Pallisadenzellen dichter werdend und geradezu in die Basalzellen der letzteren übergehend. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet von zahlreichen großen Kristalldrusen begleitet. Borstenhaare, besonders auf der Blattunterseite, sind sehr häufig: lang zugespitzt, von sehr verschiedener Länge, 2—4gliedrig, die kürzesten ungeteilt, mit kleiner Basalzelle. Auf den Nerven sind die Borstenhaare mit 4—5 kurzen aufeinanderfolgenden, zuweilen schwach ausgebauchten Basalzellen versehen, worauf die längeren, ziemlich ungleichen Glieder des Haares folgen. In gleicher Weise finden sich diese Haare auch auf den Nerven der Oberseite in erheblicher Anzahl vor. Drüsenhaare (Fig. 4) sind auf der Unterseite sehr häufig. Sie sind 4gliedrig und schneckenförmig eingerollt. Der Drüsenkopf ist groß, kugelig und durch eine Längswand geteilt.

5. *Meliosma confusa* Bl.

Untersuchungsmaterial:
1. Sumatra leg. Korthals. Herb. Lugd. Bat.
2. Timor leg. Teijsmann No. 10770. Herb. Hort. Bot. Bog.

Die Ränder der oberseitigen Epidermzellen sind etwas gewunden und gegen die Außenseite des Blattes verdickt, so daß die Zellwände also gewissermaßen leistenartig in das Innere der Zellen von der Cuticula aus hineinspringen. Die Epidermzellen der Blattunterseite sind stark gewunden und an den winklig geknickten Windungen mit Verdickungen versehen. Die Spaltöffnungen zeigen die gewöhnliche Form. Die Nerven sind eingebettet und von

Drusen begleitet, welche eher als ein Konglomerat von Kristallsand zu bezeichnen sind. Der letztere findet sich auch in der Regel in langgestreckten Zellen neben den Gefäßbündeln vor und ist für die vorliegende Art charakteristisch. Das Schwammgewebe ist hier regelmäßig parallel geschichtet. Durch das Vorkommen des Kristallsandes kann man diese Art von sonstigen, ähnlich gebauten unschwer erkennen. Die Armpallisadenzellen sind kurz und dick, nach unten gegen die Blattunterseite durch eine Lage etwas sternförmig gestalteter Zellen in das Schwammgewebe übergehend. Von Trichomen konnte nur das Vorkommen von Drüsenhaaren festgestellt werden. Dieselben treten spärlich auf der Blattunterseite auf und besitzen einen durch eine Längswand geteilten Drüsenkopf.

6. *Meliosma cuspidata* Bl.

Untersuchungsmaterial: Sumatra No. 209 Herb. Lugd. Batav. (herb. berolin.).

Diese Art gehört gleichfalls, wie vorige, zu den wenigen, deren Mesophyll eine parallele Schichtung aufweist. Die Armpallisaden sind kurz und derb entwickelt. Die Epidermzellen der Blattoberseite sind polygonal, nach außen hin sind die Wände stärker gewunden. Die Cuticula ist derb. Auch zeigen diese Epidermzellen auf dem Querschnitt des Blattes eigentümliche tüpfelartige Ausstülpungen in die Nachbarzelle, was als charakteristisch für die Art zu bemerken ist. Die Epidermzellen der Unterseite sind stark gewunden, die Spaltöffnungen oval, an beiden Enden etwas zugespitzt. — Kristalldrusen waren nirgends zu beobachten. Ebenso war außer Drüsenhaaren (Fig. 5) keine andere Haarbildung zu bemerken. Die erstgenannten fanden sich häufig auf der Blattunterseite, sehr vereinzelt auf der Oberseite. Sie bestehen in der Regel aus 5 Gliedern, deren untere geperlt sind, und einem länglich eiförmigen Drüsenkopf.

7. *Meliosma dilleniaefolia* Walp.

Untersuchungsmaterial:

1. Nepal 8116. Comp. angl. des Ind. or.
2. Sikkim coll. J. D. H. Herb. Ind. or. Hook. fil et Thoms.
3. Canara, Himalayan herb. Strachey et Winterbottom No. 2.
4. Leg. Wallich (Herb. Hook.).
5. Simla leg. J. S.

Das in zahlreichen Exemplaren vorliegende Material erwies sich als im wesentlichen untereinander übereinstimmend. Die Epidermzellen der Oberseite sind großlumig und im Umriß polygonal. Die der Unterseite ebenso, stark konvex gewölbt und mit feiner Cuticularstreifung versehen. Die Spaltöffnungen sind regelmäßig länglich oval und eingesenkt. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet. Der Mittel- und die Seitennerven des Blattes sind auf der Unterseite stark vorspringend, im Querschnitt rundlich, seltener etwas kielartig zugeschärft. Der Sklerenchymring ist nur mäßig stark entwickelt, häufig sogar nur

angedeutet. Über den größeren Nerven ist die Lamina etwas eingezogen. Das Schwammgewebe besteht aus sternförmigen Zellen, die Armpallisadenzellen sind ziemlich dick und von geringer, indessen wechselnder Länge. —

Kristalldrusen finden sich sehr zahlreich in Begleitung der Nerven und im Mesophyll zerstreut. Dieselben sind kompakt und von sphäritenartigem Aussehen. — Trichome finden sich auf der Unterseite des Blattes häufig, besonders in der Nähe der Nerven. Es sind mehrgliedrige Borstenhaare, aus 2—3 kurzen Basalzellen bestehend, an welche sich ebensoviel langgestreckte Endglieder anschließen. Auf der Blattoberseite beschränkt sich die Behaarung fast nur auf die Rinne, die sich über den größeren Nerven findet. Diese Haare sind denen der Unterseite ähnlich, häufig jedoch ist nur eine lange, nicht quergeteilte Endzelle vorhanden, welche 2—3 Basalzellen aufsitzt. — Drüsenhaare sind reichlich vorhanden, 4—5gliedrig und mit eiförmigem Drüsenköpfchen endigend. Sie finden sich häufig auf der Blattunterseite, weniger zahlreich auf der Oberseite.

8. *Meliosma elliptica* Hook. fil.

Untersuchungsmaterial: Ost. Bengal. Herb. Griffith.

Die Wände der oberseitigen Epidermzellen sind parallel zur Blattfläche stark gefaltet, im Umriß sind die Zellen rundlich polygonal, nach außen hin gewunden. Die Epidermzellen der Unterseite sind winklig gewunden, die Spaltöffnungen länglich oval. Die Pallisadenzellen sind lang, sehr dünn und fadenförmig. Das Schwammgewebe in seinem oberen Teil gegen die Pallisadenzellen ziemlich dicht, nach unten hin sternförmig, sehr locker und mit großen Atemhöhlen. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet, von zahlreichen Kristalldrusen begleitet. Auch wurde das Vorkommen von Kristallsand beobachtet. Borstenhaare fehlen; Drüsenhaare sind sehr vereinzelt, doch konnte ihre Gestalt wegen mangelhaften Erhaltungszustandes des Materials nicht festgestellt werden.

9. *Meliosma ferruginea* Bl.

Untersuchungsmaterial:

1. Java Herb. Lugd. Batav.
2. a) Java leg. Zollinger Herb. Franquev.
   b) Java leg. Zollinger No. 1157, in hort. bot. Buitenz.

Epidermzellen der Oberseite polygonal mit Skulptur der Cuticula, die der Unterseite gewunden, gleichfalls mit Skulptur. Spaltöffnungen schmal, das Schwammgewebe ist dicht und sternförmig, die Armpallisadenzellen dünn und lang. Die Nerven sind durchgehend und von sehr zahlreichen Kristalldrusen begleitet. Trichome sind besonders auf der Unterseite der Nerven sehr zahlreich und bestehen aus 2—3 Basalzellen und 1—2 langgestreckten, zugespitzten Endzellen. Die Borstenhaare der Oberseite sind ähnlich gebaut, nur sind sie kleiner und gewöhnlich nur eine Basalzelle vorhanden.

Hingegen finden sich auf der Oberseite der Nerven, über welchen die Lamina etwas eingezogen ist, Haare von bemerkenswerter Form. Es sind dünne, borstenartige Trichome mit 4 kurzen, fast gleichlangen Basalgliedern und einer langen Endzelle. — Drüsenhaare sind beiderseits zahlreich vorhanden. Dieselben sind 3 gliedrig nebst einer keulenförmigen, ungeteilten Drüsenzelle. —

10. *Meliosma floribunda* Bl.

Untersuchungsmaterial:

Java leg. Korthals No. 26. Herb. Lugd. Batav.

Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, nach außen hin mit gekrümmten Wänden, auf der Cuticula ist eine zarte Streifung zu bemerken. Die Wände der unterseitigen Epidermzellen sind stark gewunden; die Spaltöffnungen sind schmal elliptisch. Die Armpallisadenzellen sind lang, dünn und fadenförmig, das Schwammgewebe sternförmig. Die Nerven sind durchgehend, nur die kleineren eingebettet. In ihrer Umgebung sind Kristalldrusen zahlreich. — Die Trichome sind zahlreich und von verschiedener und charakteristischer Gestalt. Zunächst finden sich auf der Lamina mehrgliedrige, nicht sehr lange Borstenhaare mit mehr oder weniger regelmäßigen Gliedern. Die Basalzelle ist flach und nicht selten breiter als alle übrigen. Hieran schließen sich noch mehrere kurze Glieder an, worauf 1 oder 2 lang zugespitzte Glieder das Haar abschließen. In der Umgebung der Nerven, sowohl der Unter- wie Oberseite, finden sich weiterhin erheblich längere Borstenhaare, deren untere Glieder, 5—7 an der Zahl, kugelig aufgeblasen sind, sodaß ein solches Haar perlschnurartig aussieht. An diese Glieder schließen sich dann 1—3 gestreckte Zellen an, deren Wände gerade sind. Die letzte Zelle bildet eine lange, sehr feine Spitze. - Die Basalzelle dieser eigentümlichen Haare ist gewöhnlich tief in das Blattgewebe eingesenkt. Drüsenhaare sind nicht selten. Sie sind in der Regel 4 gliedrig, auffallend dünn und lang, mit länglich eiförmigem einzelligem Drüsenkopf.

11. *Meliosma fruticosa* Bl.

Untersuchungsmaterial:

Java 207, Herb. Lugd. Batav. (Herb. berolin.)

Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, nach außen mit gekrümmten Wänden; die Cuticula ist derb. Die Epidermzellen der Unterseite sind wenig gewunden. Die Armpallisaden sind kurz und dick, das Schwammgewebe sternförmig. Die Nerven sind durchgehend, die größeren an der Unterseite stark vorspringend. Kristalldrusen finden sich zahlreich in der Nähe der größeren Nerven, doch auch vereinzelt die kleineren begleitend, seltener isoliert im Schwammgewebe. Trichome treten als Borstenhaare häufig an der Oberseite auf. Dieselben sind in der Regel 2 gliedrig, ohne kleine Basalzelle, die Zellwand ist geperlt. Am häufigsten sind die Haare auf oder in der Nähe der Nerven zu finden, weit weniger indessen auf der Unterseite des Blattes. Drüsenhaare, aus

3 kurzen Gliedern und eiförmigem Köpfchen gebildet, wurden nur auf der Unterseite beobachtet.

12. *Meliosma glauca* Bl.

Untersuchungsmaterial:
1. Java, Herb. Lugd. Batav. (Herb. berol.)
2. Java leg. Zollinger No. 1253 u. 1402, Herb. Franquev.
3. No. 102. Canarium. Beringar.

Epidermzellen der Ober- und Unterseite polygonal, letztere mit Skulptur der Cuticula. Die Spaltöffnungen sind schmal. Das Schwammgewebe ist sternförmig, die Armpallisaden lang und dünn. Die größeren Nerven auf der Unterseite stark vorspringend, im übrigen überall durchgehend. Kristalldrusen sind nicht selten in Begleitung der Nerven und vereinzelt im Schwammgewebe. Trichome finden sich auf der Ober- und Unterseite des Blattes zahlreich und von verschiedener Gestalt. Auf der Unterseite der Nerven sind sie von beträchtlicher Länge, mit mehreren (2—4) Basalzellen, die mehr oder weniger ausgebaucht sind und 1—2 langgestreckte Endzellen, die gleichfalls zuweilen eine schwache Wölbung nach außen zeigen; die Borstenhaare auf der Lamina sind etwas kürzer, im übrigen ähnlich gestaltet, nur ist die Ausbauchung der einzelnen Glieder nicht so markant. Auf der Blattoberseite finden sich in der Rinne über den Seitennerven oder in deren Nähe Borstenhaare mit zahlreichen (oftmals bis 7) Basalzellen und einer Endzelle, welche öfter kürzer ist, als die Serie der Basalzellen. Letztere sind häufig tonnenförmig aufgetrieben, oder abgeplatteten Kugeln ähnlich, so daß ein perlschnurartiges Gebilde hervorgeht. Die Drüsenhaare, welche auf der Unterseite zahlreich auftreten, sind nicht minder auffallend gestaltet. Durch die zahlreich (5—7) aneinander gereihten Glieder sind sie von ungewöhnlicher Länge und diese wird durch den langgestreckten, keulenförmigen Drüsenkopf noch erhöht.

13. *Meliosma hirsuta* Bl.

Untersuchungsmaterial:
Sumatra. Herb. Lugd. Batav. (Herb. berol.)

Die Epidermzellen der Oberseiste sind mit gewundenen Wänden und mit schwacher Skulptur der Außenwand versehen, die der Unterseite sind sehr stark gewunden; die Spaltöffnungen sind schmal und gestreckt. Das Schwammgewebe ist sternförmig und durch weite Intercellularräume sehr locker, die Armpallisaden sind auffallend kurz und derb. Die Nerven sind eingebettet und von Kristalldrusen und Konglomeraten von einer oft beträchtlichen Größe begleitet. Trichome fand ich nicht so häufig vor, daß die Bezeichnung „*hirsuta*" anderen, viel reicher behaarten Spezies gegenüber berechtigt erschiene. Auf der Unterseite des Blattes finden sich in der Regel auf den vorspringenden größeren Nerven mehrzellige Borstenhaare, deren Glieder, zumal die unteren, die bereits an anderer Stelle (z. B. *M. floribunda*) erwähnte Ausbauchung aufweisen. Die Endzelle ist lang, von geringem Lumen und mit lang

ausgezogener Spitze versehen. Drüsenhaare (Fig. 6) treten ziemlich häufig auf der unteren Blattseite auf, weniger zahlreich auf der entgegengesetzten. Sie sind umgebogen, aus 3 cylindrischen Zellen bestehend, worauf ein Drüsenkopf von auffallender Größe folgt. Seine Gestalt ist eiförmig oder fast kugelig und durch eine Längswand geteilt, durch dieselbe aber nicht so stark eingezogen, wie es bei anderen Species als Regel erscheint, der Umriß des Drüsenkopfes wird durch diese Wand in keiner Weise verändert.

14. *Meliosma lanceolata* Bl.

Untersuchungsmaterial:

1. Java Herb. Lugd. Batav. (Herb. berol.).
2. Java leg. Zollinger No. 1009 (Herb. berol.).
3. Birma & Malacca leg. Griffith. Herb. of the late East Ind. comp. No. 1022.
4. Sumatra, *Mel. lanceol.* var. β. *pendula*, Herb. Lugd. Batav.
5. *Mel. lanceol.* Bl. var. δ *chartacea.*
6. Sumatra leg. Korthals, *Mel. lanceol.* var. ε *obliqua*, Herb. Lugd. Batav.

Das reichlich vorhandene Material zeigte im Blattbau vollständige Übereinstimmung der einzelnen Exemplare und auch die aufgeführten Varietäten lassen keine wesentliche Abweichung erkennen, wodurch sie gegenüber der Hauptform bestimmt charakterisiert wären. Etwa vorhandene Abweichungen sind weniger qualitativer als quantitativer Natur. Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, oder wenig gewunden, die Cuticula (Fig. 7) ist stark verdickt und zeigt eine auffallend deutliche Schichtung, wodurch diese Species unschwer zu erkennen ist. Das Blatt erhält hierdurch ferner die für die Art charakteristische lederartige starre Beschaffenheit. Die Epidermzellen der Unterseite sind stark gewunden, die Spaltöffnungen regelmäßig oval. Das Schwammgewebe hat sternförmige Zellen und ist ziemlich dicht, ebenso die Armpallisadenzellen, welche ziemlich dünn sind, ohne besondere Länge aufzuweisen. Kristalldrusen finden sich in der Nähe der Nerven und vereinzelt im Mesophyll. Die Nerven sind durchgehend. Borstenhaare sind nur auf der Unterseite der Blätter zu beobachten. Sie sind kurz und dornförmig, mit 2 kurzen Basalzellen und einer längeren Endzelle. Drüsenhaare (Fig. 8) sind zahlreich vorhanden, in der Regel 3 gliedrig mit langgestrecktem Drüsenkopf, der durch eine Längswand in 2 Zellen zerlegt wird.

15. *Meliosma lancifolia* Hook. fil.

Untersuchungsmaterial:

Malacca Herb. A. C. Maingay (Herb. berol.).

Die Epidermzellen der Ober- und Unterseite sind gewunden, auf der Oberseite gegen das Blattinnere polygonal. Das Schwammgewebe ist sternförmig, die Armpallisaden kurz und dick. Die Nerven sind durchgehend, die größeren auf der Unterseite stark und kielartig vorspringend, der Gefäßbündelstrang ist auf dem

Querschnitt kreisrund. Kristallablagerungen wurden nirgends beobachtet. Die Trichome zeigen eine charakteristische Form. Es sind sehr lange und dünne Borstenhaare (Fig. 9), aus 2—3 kurzen Basalzellen bestehend und ebensoviel, bedeutend längeren Endzellen. Diese ziemlich dickwandigen Haare finden sich zahlreich auf der Unterseite des Blattes, besonders auf den Nerven und ebenso nicht selten auf der Oberseite in gleicher Verteilung. Die Drüsenhaare bestehen aus 2—3 kurzen Gliedern mit eiförmigem, ungeteiltem Drüsenkopf. Auf der Unterseite sind sie zahlreicher, als auf der Oberseite.

16. *Meliosma lepidota* Bl.

Untersuchungsmaterial:

1. Sumatra leg. Korthals, Herb. Lugd. Bat.
2. Concan leg. Dr. Stocks Herb. Ind. or. Hook. fil et Thoms.
3. Nilaghiri, Herb. Ind. or. Hook. fil et Thoms.

Welchem Umstande diese Art die Bezeichnung „*lepidota*“ zuzuschreiben hat, darüber kann ich keine Angaben machen, da es mir nirgends gelungen ist, an den Blättern oder der Achse irgendwelche Schuppenbildung zu beobachten, wohl aber war das Material an einzelnen Exemplaren auf den Blättern mit zahlreichen sehr kleinen Flechten bedeckt, welche vielleicht zu der obigen Bezeichnung Veranlassung gegeben haben. Auch Miquel erwähnt dieses Umstandes in der Flora v. Ned. Ind.: „(folia) subtus nitore metallico obducta [nec vere lepidota]“. — Die Epidermzellen der Ober- und Unterseite sind gewunden, die oberseitige Cuticula ziemlich derb, die Spaltöffnungen sind regelmäßig oval. Die Nerven durchgehend, das Schwammgewebe aus sternförmigen Zellen bestehend. Die Armpallisadenzellen (Fig. 10) ziemlich lang, ungefähr $^1/_3$ des Blattquerschnittes erfüllend. Kristalldrusen sind in Begleitung der größeren Nerven zahlreich und von kompakter Beschaffenheit, so daß sie eher einem Konglomerat von Einzelkristallen gleichen, als der gewöhnlichen morgensternförmigen Druse. Borstenförmige Trichome sind vereinzelt auf der vorspringenden Unterseite der größeren Nerven zu finden und bestehen aus einer kleinen Basalzelle, welcher sich eine langgestreckte, zugespitzte Endzelle anschließt. Drüsenhaare sind häufig; sie sind 3gliedrig, umgebogen und mit einem eiförmigen Drüsenkopf abschließend. Sehr vereinzelt sind sie auch auf der Oberseite des Blattes zu beobachten.

17. *Meliosma myriantha* Sieb. u. Zucc.

Untersuchungsmaterial:

1. Japan leg. Bürger, Herb. Zuccar.
2. Nagasaki leg. R. Oldham, Herb. Kew.
3. Tsu-sima Insel, leg. C. Wilford, Herb. Kew.
4. Nippon leg. Tschonoski, Herb. Petropolit.

Das Blatt dieser Species zeichnet sich durch seine zarte Textur in allen seinen Teilen aus. Der Querschnitt desselben zeigt einen geringen Durchmesser gegenüber den nach unten stark vorspringenden

Rippen, welche sich durch ein lockeres Gewebe mit schwach entwickelten Sklerenchymlementen auszeichnen. Nur die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren sind eingebettet. Das Schwammgewebe besteht aus sternförmigen Zellen und enthält zahlreiche Kristalldrusen. Dieselben treten hier nicht ausschließlich in Begleitung der Nerven auf. Die Arme der Pallisadenzellen sind auffallend kurz und dick, die Schicht des ganzen Gewebes erscheint demnach ziemlich dünn. — Die Epidermzellen sowohl der Unter- wie Oberseite sind schwach konvex gewölbt. Die ersteren zeigen eine schwach gewundene Begrenzung, die der Unterseite zeigen starke Windungen. Beide besitzen eine Skulptur der Oberfläche in Form schwach vertiefter Rillen. Die Spaltöffnungen sind länglich oval mit Verdickungen an beiden Enden der Schließzellen, welche sich häufig zwickelförmig gegen die Öffnung hin erstrecken. Die Haarbildung ist ziemlich stark entwickelt, besonders auf der Unterseite der Lamina. Daselbst finden sich zahlreiche Borstenhaare mit 2—3 dunkelgefärbten kleineren Basalzellen und einer lang gestreckten Endzelle. Auf der Unterseite der Nerven sind die Haare nicht selten kräftiger entwickelt und mit mehreren, gewöhnlich 4 Basalzellen versehen. Die Haare auf der Oberseite sind in ähnlicher Weise gestaltet. Diejenigen der Lamina sind in ihrem Äußeren denen der Unterseite entsprechend, nur schwächer entwickelt. Die Borstenhaare auf der Oberseite der Nerven, welche in der Blattspreite Rinnen bildet, sind gleichfalls mit mehreren Basalzellen versehen, an welche sich die lang zugespitzte Endzelle anschließt. Drüsenhaare treten beiderseits auf und zeichnen sich durch die Länge der (3—4) Glieder aus. Auch der Drüsenkopf zeigt eine verlängerte keulenförmige Gestalt.

18. *Meliosma nitida* Bl.

Untersuchungsmaterial:

1. Java leg. Teijsmann 23.
2. Java Herb. Lugd. Batav.
3. Java leg. Zollinger 810.
4. Celebes leg. Forster No. 106. *M. nitida* Bl. var.?
5. Java leg. Blume Herb. Lugd. Batav.
6. Sumatra leg. Jungh. Herb. Lugd. Batav.
7. Java var. *cerasiformis* Herb. Lugd. Batav.
8. Sumatra var. *splendens* Herb. Lugd. Batav.
9. Java var. *tridentata* Herb. Lugd. Batav.

Das Material ist in zahlreichen Exemplaren vorhanden, wovon mehrere wiederum auf 3 Varietäten, nämlich *M. n.* var. *cerasiformis*, var. *splendens* und var. *tridentata* fallen. Die Abweichungen derselben erstrecken sich jedoch nur auf die Blattform, während die anatomischen Charaktere untereinander keine bemerkenswerten Unterschiede aufweisen. — Auffallend an dem anatomischen Blattbau ist zunächst der stark entwickelte Sklerenchymring im Gefäßbündelkomplex der Nerven, wodurch das Blatt ein starres und festes Gefüge erhält. Die größeren Nerven sind auf der Unterseite des

Blattes ziemlich stark vorspringend und durchgehend, die kleineren hingegen sind eingebettet. Diese Art gehört zu den wenigen, deren Schwammgewebe nicht aus allseits sternförmigen Zellen, sondern aus parallel geschichteten besteht. Die Armpallisaden sind dünn und langgestreckt und nehmen fast die Hälfte des Blattquerschnittes ein. Kristalldrusen sind häufig und finden sich besonders in der Nähe der Nerven. Die oberseitigen Epidermzellen sind stark unduliert mit geknickten Windungen; die der Unterseite hingegen sind fast rein polygonal und etwas kleiner. Die zahlreich vorhandenen Spaltöffnungen (Fig. 11) sind regelmäßig oval und zeigen nichts außergewöhnliches. — Von Trichomen sind nur die Drüsenhaare reichlich vorhanden, während Borstenhaare nur bei der var. *cerasiformis* unverletzt, indessen selten zu beobachten waren. Diese letzteren sind kurz, dornförmig und 3 gliedrig. Die Drüsenhaare sind umgebogen, sehr kurz, aus 2 zylindrischen Basalzellen und einem großen Drüsenkopf bestehend, welch letzterer durch eine Längswand in 2 Hälften geteilt wird, sodaß von der Seite gesehen die Drüse eine herzförmige, oben etwas eingezogene Form erhält. — In ständiger Begleitung der Nerven, auch zerstreut im Mesophyll, fanden sich bei allen Exemplaren einschließlich der Varietäten zahlreiche Kieselablagerungen. Diese erweisen sich als Partikel von völlig durchsichtiger Beschaffenheit, von länglicher Form mit kantigen Begrenzungen und muscheligen Vertiefungen, sodaß sie, um einen Vergleich heranzuziehen, die Gestalt der bekannten Feuersteinmesser aufweisen. Mittels der Phenolreaktion, welche Küster mitgeteilt hat, sind diese Kieselablagerungen sehr deutlich zu erkennen und über ihre chemische Natur kann wohl kein Zweifel mehr bestehen. Ohne das erwähnte Hilfsmittel sind sie sehr schwer zu erkennen und nur durch eine stärkere Lichtbrechung aus ihrer Umgebung unklar wahrzunehmen. Das Vorhandensein dieser meist häufig auftretenden Körper wurde bereits von Bokorny („Die durchsichtigen Punkte der Blätter in anatomischer und systematischer Beziehung". Flora 1882 S. 81) festgestellt, jedoch daselbst für harzartige Gebilde gedeutet, die sich den meisten Reagentien gegenüber als indifferent erweisen.

19. *Meliosma Oldhami* Maxim.

Untersuchungsmaterial: Korea, Oldham 183.

Die Epidermzellen der Oberseite sind groß und dünnwandig mit schwach gewundenen Begrenzungen, nahezu polygonal mit geraden, ungefalteten Wänden, die der Unterseite sind stark gewunden mit scharfen Biegungen. Die Spaltöffnungen sind groß, länglich oval. Die Pallisadenzellen sind kurz, dabei ziemlich dünn. Das Schwammgewebe ist sternförmig, gegen die Pallisadenzellen sehr dicht, gegen die Blattunterseite sehr locker mit großen Atemhöhlen. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet, von zahlreichen Kristalldrusen begleitet. Trichome sind auf der Unterseite häufig und bestehen aus größeren und kleineren Borstenhaaren mit ein oder mehreren Basalzellen und einer lang-

gestreckten Endzelle. Zuweilen ist das ganze Haar durch Querwände in nahezu gleiche Abschnitte zerlegt. Auf der Blattoberseite sind diese Haare nur auf den Nerven öfter zu finden, selten auf der Fläche des Blattes. Drüsenhaare sind auf der Unterseite häufig. Meist 4gliedrig, mit langgestreckten Gliedern und eben solchem cylindrischen Drüsenkopf.

20. *Meliosma pinnata* Planch.

Untersuchungsmaterial:
1. Assam, leg. Jenkins.
2. Sikkim. Herb. Ind. or. Hook. fil. et Thoms.
3. Khasia. Herb. Ind. or. Hook. fil. et Thoms.
4. Comp. angl. des Indes 8117.
5. Assam and Khasia. Herb. hort. bot. Calcutt.

Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, nach außen hin gewunden, großlumig, mit harmonikaartiger Fältelung der Vertikalwände in der Richtung der Blattfläche. Die Epidermzellen der Unterseite sind stark gewunden, während das unter 5. angeführte Exemplar sich durch fast polygonale Zellen auszeichnet. Das Mesophyll ist sternförmig, die Armpallisaden nicht sehr lang. Die Nerven sind durchgehend und von nur wenigen Kristalldrusen begleitet. Die Spaltöffnungen sind zahlreich und regelmäßig oval. Ihre beiden Enden sind mit Verdickungen versehen. Borstenhaare fand ich nur auf der Unterseite der größeren Nerven und daselbst nur vereinzelt. Dieselben sind mehrgliedrig. An zwei Basalzellen schließen sich in der Regel zwei längere Zellen von gleichem Durchmesser an, worauf eine lange zugespitzte Endzelle den Abschluß bildet. Weit häufiger treten Drüsenhaare auf. Sie bieten nichts abweichendes von der sonst beobachteten Form. Die Blattoberseite zeigte sich völlig kahl.

21. *Meliosma pungens* Wallich.

Untersuchungsmaterial:
1. leg. Lindley Herb. De Cand.
2. Comp. angl. des Ind. or. 8114 E.
3. Gurhwal, Falconer. Herb. of the late East Ind. Comp. Nr. 349.
4. Himalaya Mapuri, Hügel Nr. 208.
5. Himalaya und Herb. Strachey Winterbottom Nr. 1.

Die Epidermzellen (Fig. 12) der Oberseite sind polygonal, ihre Begrenzung erscheint gezähnelt, die der Unterseite gleichfalls polygonal, nach außen gewunden, kleiner als die der ersteren. Die Spaltöffnungen (Fig. 13) sind kreisförmig, auch queroval, an beiden Enden mit charakteristischen Hautverdickungen der Schließzellen. Trichome sind auf beiden Seiten des Blattes vorhanden, indessen nicht sehr reichlich. Die Borstenhaare haben 1—2 cylindrische Basalzellen mit braunem, vermutlich Gerbstoffinhalt und eine ungeteilte Endzelle mit schwach geperlter Oberfläche. Die nur auf der Unterseite beobachteten Drüsenhaare sind 3—4 gliedrig,

umgebogen, mit eiförmiger Endzelle. Die Nerven sind durchgehend. Kristalldrusen häufig in Begleitung derselben und vereinzelt auch im Mesophyll zu finden. Das letztere ist sternförmig, die Armpallisadenzellen sind langgestreckt und fadenförmig. — Eine von der in Rede stehenden Art durchaus verschiedene ist die später zu besprechende *Mel. Wightii* Planch., welche gleichwohl bei dem vorhandenen Material in den meisten Fällen die Bezeichnung *M. pungens* Wallich. trägt. Die in ihrem äußeren Habitus ähnlichen Arten sind indessen durch anatomische Charaktere sehr wohl unterschieden, sodaß es angezeigt erscheint, eine bestimmte und sichere Trennung der beiden Species auf Grund der vorhandenen Originalbelege zu versuchen. Das Nähere hierüber siehe unter *M. Wightii*, woselbst zunächst der Blattbau dieser Art charakterisiert werden soll.

22. *Meliosma rigida* Sieb. und Zucc.

Untersuchungsmaterial:

Japonia leg. Bürger Herb. Zuccar.

Diese Art ist anatomisch wie wie kaum eine andere vor allen übrigen mit Leichtigkeit zu erkennen, wenn auch der Habitus des Blattes mit anderen Arten, zumal *M. pungens* eine große Ähnlichkeit aufzuweisen hat. Diese besondere Eigentümlichkeit, welche allen anderen Arten mangelt, ist die auffallende Ausbildung der unterseitigen Epidermis (Fig. 14). Dieselbe ist mit höckerartigen, fast papillösen Ausstülpungen übersät, sodaß die Oberfläche schon bei schwächerer Vergrößerung granuliert erscheint. Eine Gruppierung besonders um die Spaltöffnungen ist bemerkenswert. Als Papillen kann man diese Höcker nicht wohl bezeichnen, da es nicht bloß Ausstülpungen der Cuticula sind, sondern ziemlich massive Verdickungen, welche dem Blatte ein starres Gefüge zu verleihen wesentlich beitragen; Hooker stellt diese Art in Flora of Brit. Ind. zusammen mit *M. pungens*, aber die besprochene Eigentümlichkeit scheiden die beiden Arten vollkommen. Abgesehen indessen von den tüpfelartigen Wanddurchbrechungen in den Zellwänden der oberseitigen Epidermis, welche die species *M. pungens* auszeichnet, sowie deren auffallende Form der Spaltöffnungen ist die Ähnlichkeit im sonstigen anatomischen Blattbau nicht zu verkennen. Das Armpallisadengewebe, sowie das sternförmige Schwammparenchym ist ziemlich übereinstimmend. Kristalldrusen finden sich nicht selten bei *M. rigida* in Begleitung der überall durchgehenden Nerven. Auch die auf der Unterseite reichlich vorhandenen Trichome gleichen denen von *M. pungens* auffallend. Auf der Oberseite des Blattes war keine Haarbildung zu bemerken. Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, nach außen gewunden, die der Unterseite sind gleichfalls polygonal und jede einzelne mit den erwähnten Höckern versehen. Die Spaltöffnungen sind regelmäßig länglich oval, vermöge der erwähnten Beschaffenheit der Epidermis scheinbar in diese eingesenkt und von den Höckern derselben zum Teil überwallt. Die Drüsenhaare sind 3—4 gliedrig, umgebogen und mit eiförmigem Drüsenkopf versehen.

23. *Meliosma rhoifolia* Maxim.

Untersuchungsmaterial:

Formosa, leg. Oldham, Herb. Mus. Palat. Vindob.

Die Epidermzellen der Oberseite sind großlumig polygonal, nach außen etwas gewunden, die der Unterseite stärker gewunden. Die Spaltöffnungen sind etwas eingesenkt, die beiden Enden ihrer Schließzellen mit Verdickungen versehen. Das Schwammgewebe ist sternförmig, mit großen Atemhöhlen. Die Armpallisaden sind lang und dünn. Die größeren Nerven sind durchgehend und von zahlreichen Kristalldrusen begleitet. Borstenartige Trichome waren nur auf der Unterseite der Nerven bei jüngeren Blättern aufzufinden, bei älteren Individuen scheinen sie gänzlich zu fehlen. Hingegen sind Drüsenhaare, zumal auf der Unterseite nicht selten. Sie zeigen die gewohnte Gestalt. Diejenigen der Blattoberseite, welche seltener auftreten, sind bisweilen nur eingliedrig, worauf die länglich eiförmige Drusenzelle folgt.

24. *Meliosma simplicifolia* Walp.

Untersuchungsmaterial:

1. Ceylon, Thwaites C. N. 703 Herb. berol.
2. Sikkhim leg. J. D. H. Herb. Mus. Pal. Vindob.
3. 8114 F. Herb. berol.

Im wesentlichen erwiesen sich die vorhandenen Exemplare übereinstimmend. Die oberseitigen Epidermzellen sind polygonal, nach außen hin etwas gewunden. Gleich *M. angulata* ist diese Art charakterisiert durch das Auftreten von Horizontalwänden in den oberseitigen Epidermzellen, so zwar, daß 2 nahezu gleichgroße Zellen übereinander liegen und die innere das Pallisadengewebe verdrängt. Diese Beobachtung ist am häufigsten in der Nähe der größeren Nerven zu machen. Die Epidermzellen der Unterseite sind gleichfalls polygonal, zuweilen etwas gewunden. Die zahlreichen Spaltöffnungen sind länglich oval. Die Nerven sind durchgehend, die größeren auch auf der Oberseite des Blattes nicht unerheblich vorspringend. In ihrer Begleitung finden sich Kristalldrusen in wechselnder Anzahl. Die Armpallisadenzellen sind ziemlich kurz und zuweilen in doppelter Lage vorhanden. Das Mesophyll ist sternförmig. Die nur an der Unterseite beobachteten Borstenhaare sind in der Regel 2gliedrig mit 2 kleineren Basalzellen, ihre Oberfläche ist schwach geperlt. Drüsenhaare finden sich häufig auf der Unterseite, nur sehr vereinzelt auf den Nerven der Oberseite. Sie sind 3—4gliedrig, umgebogen und mit Drüsenköpfen versehen, welche meist ungeteilt erschienen, nicht selten aber auch durch eine Längswand geteilt waren.

25. *Meliosma tenuis* Maxim.

Untersuchungsmaterial:

Japonia: Nippon, leg. Maximow. Herb. hort. Petropol.

Diese, durch ihr dünnes Blatt ausgezeichnete Art ist durch ihre eigentümliche Behaarung auf der Oberseite gut charakterisiert. Der übrige Blattbau ist durch die kurzen und dicken Armpallisadenzellen (Fig. 15) bemerkenswert. Das Mesophyll ist durch die großen, sternförmigen Zellen von lockerer Beschaffenheit. Zahlreiche Kristalldrusen sind in das Schwammparenchym eingebettet und begleiten die Nerven, welche durchgehend sind. Die Epidermzellen sind auffallend weitlumig und nach außen schwach gewölbt. In der Fläche gesehen werden sie von geknickt gewundenen Zellwänden begrenzt. Die Epidermzellen der Unterseite zeigen die letzterwähnte Eigentümlichkeit in noch höherem Grade, sodaß die Windungen fast winkelig zugeschärft erscheinen. Die regelmäßig oval geformten Spaltöffnungen sind schwach eingesenkt. Wie erwähnt, sind reichlich Trichome vorhanden, und zwar auf der Ober- und Unterseite. Letztere sind auf die stark vorspringenden Nerven angehäuft und stellen ziemlich dünne Borstenhaare mit 2—3 Basalzellen und einer lang zugespitzten Endzelle dar. Sehr abweichend von diesen sind die Borstenhaare der Oberseite (Fig. 16) gestaltet. Infolge ihrer Größe sind sie bereits mit freiem Auge leicht wahrzunehmen. Ihr unterer Teil ist fast kegelförmig gestaltet und besteht aus einer Reihe von allmählich kleiner werdenden weitlumigen Zellen, deren Gestalt die einer stark abgeplatteten Kugel ist, hieran schließen sich noch einige zylindrische, sich etwas verjüngende Zellen an, worauf eine langgestreckte Endzelle mit lang gezogener Spitze den Abschluß bildet. — Drüsenhaare waren nur auf der Blattunterseite zu beobachten. Dieselben sind umgebogen, aus gewöhnlich 2 Zellen und einem längsgeteilten Drüsenkopf bestehend.

26. *Meliosma Wallichii* Planch.

Untersuchungsmaterial:

1. Nepaul, Wallich.
2. Khasia, Herb. Ind. or. Hook fil. et Thoms.

Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, nach außen gewunden, die der Unterseite stark gewunden, doch kommen auch Fälle vor, wo dies weniger deutlich ist. Die Armpallisadenzellen sind dünn und langgestreckt, das Mesophyll ist sternförmig. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet. Kristalldrusen sind zahlreich in Begleitung der Nerven, doch fehlen sie andererseits vollständig. Die Trichome sind zahlreich und von verschiedener Form. Auf der Lamina finden sich mehrgliedrige, nicht sehr lange Borstenhaare mit mehr oder weniger regelmäßigen Gliedern. Die Basalzelle ist klein, nicht selten in ihrem Durchmesser bedeutend breiter als das Haar. In der Umgebung der Nerven, sowohl der Unter- wie Oberseite finden sich ferner sehr charakteristische Haarformen (Fig. 17). Es sind gleichfalls Borstenhaare, deren Glieder, 5—7 an der Zahl, besonders gegen die Basis hin bauchig aufgetrieben sind und eine tonnenförmige Gestalt

annehmen. In dieser Form sind in der Regel 3—4 vorhanden, worauf 2 langgestreckte Endzellen mit gerader Seitenlinie folgen. Die Basalzelle ist häufig in das Blattgewebe tief eingesenkt, zuweilen selbst durch Vertikalwände in 2 Teile zerlegt. Es finden sich außerdem zahlreiche Borstenhaare vor, an denen der eben erwähnte Charakter nicht so deutlich zum Ausdruck kommt, wo zumal die Basalglieder nicht die tonnenförmige Gestalt zeigen. In der Regel aber wird die Anordnung der Glieder in mehrere ziemlich weitlumige untere und 2 lang zugespitzte obere Endglieder zu beobachten sein und der Haarform dieser Art ein charakteristisches Aussehen verleihen. — Drüsenhaare sind auf der Unterseite häufig, vereinzelt auf der Oberseite. Sie sind umgebogen und aus gewöhnlich 3 zylindrischen Zellen und einem langgestrekten Drüsenkopf bestehend, welch letzterer durch eine Längswand in 2 Teile zerlegt wird.

27. *Meliosma Wightii* Planch.

Untersuchungsmaterial:

1. Ceylon, leg. Walther.
2. Nilaghiri, herb. Ind. or. Hook. fil. et Thoms.
3. Nilaghiri Perrotet 198; herb. Turcz.
4. Ceylon, leg. Thwaites, C. N. 300.
5. Asia leg. Hügel 4289 u. 3351.
6. Herb. Wight. N. 545.
7. Nilaghiri, Pl. Ind. or. 1542.

Es wurde bereits bei Besprechung von *M. pungens* erwähnt, daß dieselbe in vielen Fällen mit der Species *Wightii* Planch. identifiziert worden ist und daß daher eine Reihe von Exemplaren des angeführten Materials die Bezeichnung *M. pungens* tragen. Eine genauere Berücksichtigung der anatomischen Merkmale des Blattbaues muß hingegen zu einer sicheren Trennung beider äußerlich allerdings ähnlichen Arten führen. — Die anatomische Beschaffenheit des Blattes läßt sich bei *M. Wightii* in Kürze folgendermaßen zusammenfassen: Die oberseitigen Epidermzellen (Fig. 18) sind groß, nahezu polygonal, wenig gewunden. Die der Unterseite ebenso, jedoch nach außen hin etwas gewunden und kleiner. Die Spaltöffnungen (Fig. 19) sind länglich oval, regelmäßig. Trichome sind auf der Ober- und Unterseite nicht selten und bestehen aus Borsten- und Drüsenhaaren: Erstere sind lang zugespitzt mit einer langen, selten quer geteilten Endzelle und 2—3 kurzen cylindrischen Basalzellen. Die Drüsenhaare sind 3—4gliedrig, umgebogen und mit einer eiförmigen Drüsenzelle abschließend. Die letzteren wurden nur auf der Unterseite des Blattes beobachtet. Die Nerven sind durchgehend trägerförmig gestaltet. Kristalldrusen sind zahlreich zu finden in Begleitung der größeren Nerven, vereinzelt in der Nähe der kleineren. Das Mesophyll ist sternförmig. Die Pallisadenzellen sind langgestreckt, hingegen nicht sehr dünn. — Ein Vergleich dieser beiden öfters verwechselten Species würde folgendes Resultat ergeben:

Mel. pungens Wall.	*Mel. Wightii* Planch.
Spaltöffnung kreisrund bis queroval mit Verdickungen an beiden Enden.	Spaltöffnung länglich oval ohne besondere Verdickungen.
Epidermzellen der Unterseite mit gezähnelter Begrenzungslinie.	Epidermzellen der Unterseite mit glatter Begrenzungslinie.
Borstenhaare geperlt.	Borstenhaare glatt.
Nerven oberseits nicht hervortretend, Blattfläche hier eher eingezogen.	Nerven oberseits mit schwacher Wölbung hervortretend.
Armpallisaden bedeutend dünner, fadenförmig.	Armpallisaden dicker.
Epidermzellen d. Oberseite auf dem Querschnitt mit gefalteten Wänden, Lumen daher unregelmäßig.	Epidermzellen der Oberseite mit geraden Wänden, Lumen ziemlich regelmäßig, rechteckig.

Andere Unterschiede beider Arten sind beim Vergleich des Blattbaues nicht zu verkennen, doch sind sie meist mehr quantitativ als qualitativ, andererseits auch nicht markant genug, um sie bei der Unterscheidung verwerten zu können. Jedoch sind die erwähnten Differenzen bereits ausreichend, um einer Verwechselung zu begegnen.

28. *Meliosma Yunnanensis* Franche.

Untersuchungsmaterial:

China: in silva La longa-tan alt. 1800 m leg. Delaway.

Diese Art zeigt auf dem Blattquerschnitt die größte Änlichkeit mit *M. cambodiana.* — Die Epidermzellen der Oberseite sind rundlich, nicht sehr groß mit gefalteten Wänden, auf der Fläche gesehen, schwach gewunden, nach außen hingegen stark. Epidermzellen der Unterseite abgerundet polygonal, schwach gefaltet. Die Spaltöffnungen sind groß, rund oder queroval, an beiden Enden mit knopfartigen Verdickungen. Die Pallisadenzellen sind dünn und dicht, an ihrem Basalteile eigentümlich harmonikaartig gefaltet, sodaß die Zellwände nicht dicht zusammenschließen, sondern Zwischenräume freilassen, wodurch dieser Teil des Pallisadengewebes eine Ähnlichkeit mit dem Schwammparenchym erhält und geradezu in dieses übergeht. Letzteres ist ziemlich dicht, aus sternförmigen Zellen bestehend. Die Nerven sind durchgehend, in ihrer Begleitung häufig Drusen von kompakter Beschaffenheit, groß, öfter das Lumen der Zelle ganz erfüllend. Borstenhaare wurden nicht beobachtet, hingegen häufig Drüsenhaare. Diese sind 3—4gliedrig, umgebogen, mit Längsstreifung der Cuticula und einem längsgeteilten Drüsenkopf versehen.

B. Amerikanische Arten.

29. *Meliosma alba* Walp.

Untersuchungsmaterial:

Mexico, Vera Cruz, leg. Sumichrast. (Herb. Boissier.)

Diese Art zeigt in mancher Beziehung viel Abweichung von dem gewohnten Typus der Gattung. Schon die äußere Erscheinung der Blütenbeschaffenheit bestätigt dies, indem hier nicht die kugelig geschlossene Blüte mit fast knorpelartig verdickten Kronblättern zu finden ist, sondern dieselben sind von zarter Beschaffenheit und weit geöffnet. Abgesehen von diesen und andern Merkmalen, welche diese Species sehr scharf charakterisieren, finden sich im Blattbau selber Eigentümlichkeiten, die auch steriles Material unzweifelhaft erkennen lassen. Das Blatt zeigt auf dem Querschnitte, daß die Sklerenchymelemente bei weitem nicht so entwickelt sind, wie das bei der Gattung *Meliosma* im allgemeinen als Regel gelten kann. Das Schwammgewebe ist, wie es nur wenigen andern Arten zukommt, nicht sternförmig, sondern parallel geschichtet. Die schwach entwickelten Nerven sind in dasselbe eingebettet und von Kristalldrusen in ziemlicher Anzahl begleitet, während sich auch im Mesophyll zuweilen solche beobachten lassen. Die Zellen der oberseitigen Epidermis sind etwas gewölbt und von stark gewundenen Wänden begrenzt. Ebenso sind die Wände der unterseitigen Epidermis beschaffen. Die Spaltöffnungen sind von länglich ovaler Form. Trichome sind auf beiden Seiten reichlich vorhanden, besonders auf der Unterseite. Es sind zunächst auffallend die langgestreckten Borstenhaare, bestehend aus einer kurzen Basalzelle und 3—4 langen Endgliedern. Auf der Oberseite finden sich diese Haare meist auf und in Begleitung der Nerven. Drüsenhaare wurden nur auf der Blattunterseite beobachtet, daselbst aber in auffallender Menge. Sie sind gekrümmt und bestehen aus 4 sehr kurzen zylindrischen Zellen und einer ovalen Drüsenzelle. Am bemerkenswertesten ist das Pallisadengewebe (Fig. 20). Die einzelnen Zellen sind von kurzer und gedrungener Form und ihre Breite wird von der Länge kaum übertroffen. Auch hier wird die Beobachtung bestätigt, daß das Armpallisadengewebe eine unsere Gattung ausnahmslos charakterisierende Erscheinung ist, obwohl die vorliegende Art auf den ersten Blick eine Ausnahme zu machen scheint. Bei dünnen Querschnitten indessen und sorgfältiger Beobachtung ist ersichtlich, daß ein Armpallisadengewebe, wenn auch nicht annähernd so ausgezeichnet entwickelt, wie bei den andern Arten und von immerhin abweichender Ausbildung vorhanden ist.

30. *Meliosma brasiliensis* Urb.

Untersuchungsmaterial:

Brasilia: Glaziou n. 17729.

Die Epidermzellen der Oberseite sind rundlich polygonal mit derben Wänden. Auch die Cuticula ist stark verdickt. Die Wände sind etwas gefaltet. Die Epidermzelle der Unterseite ist gleichfalls rundlich polygonal. Die Spaltöffnungen sind groß, rundlich oval, an beiden Enden mit knopfartigen Verdickungen. Die größeren Nerven sind durchgehend, kleinere eingebettet. Kristalldrusen wurden nicht beobachtet. Die Pallisadenzellen sind lang und dünn, ihr Hauptkörper ist kurz und bildet einen Übergang in das Schwamm-

parenchym. Das letztere ist in seinem obern Teile sehr dicht, nach der Blattunterseite wird es weitmaschig mit großen Atemhöhlen.

31. *Meliosma dentata* Urb. β minor.

Untersuchungsmaterial:
Costa Rica leg. A. Oerstedt.

Die oberseitigen Epidermzellen sind polygonal mit verdickten Wänden. Auf dem Querschnitt zeigen sie Faltung. Die der Unterseite sind gleichfalls polygonal, nur schwach gewunden. Die Spaltöffnungen sind meist rundlich, auch queroval und zuweilen unregelmäßig. Das Schwammgewebe ist sternförmig, die Armpallisadenzellen kurz und derb. Die Nerven durchgehend und von zahlreichen, großen und kompakten Drusen begleitet. Die Sklerenchymelemente der Gefäßbündel sind stark entwickelt und zeigen auf dem Querschnitt einen fast kreisrunden Ring. Die größeren Nerven sind auf beiden Blattflächen vorspringend. Außer den nicht eben zahlreich auftretenden Drüsenhaaren (Fig. 21) konnte ich keine weitere Trichombildung wahrnehmen. Die Köpfe der aus gewöhnlich 2 Gliedern bestehenden umgebogenen Drüsenhaare sind, wie nur an jüngeren Blättern festzustellen war, durch eine Längswand geteilt.

32. *Meliosma glabrata* Urb.

Untersuchungsmaterial:
1. Costa Rica Herb. Hauniens.
2. ad Narango (Lorenzanea Ira Liebm.)

Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, nach außen hin gewunden. Die der Unterseite sind schwach gekrümmt. Die Spaltöffnungen sind eingesenkt, klein, länglich. Das Schwammgewebe ist parallel geschichtet. Die Armpallisadenzellen sind kurz, aber dünn. Die größeren Nerven durchgehend, die kleineren eingebettet, von spärlichen Kristalldrusen begleitet. Die größeren Nerven springen scharf kielförmig auf der Blattunterseite hervor. Trichome wurden nur auf der Unterseite beobachtet. Die Borstenhaare sind sehr kurz, 2 zellig, dornförmig. Die Drüsenhaare sind gleichfalls kurz 2—4 gliedrig, umgebogen, mit langgezogenem, etwas zugespitzten Drüsenkopf versehen. Die Varietät *M. glabrata fol. dentatis (Lorenzanea Ira)* unterscheidet sich nur unwesentlich von der Hauptform. Das Blatt ist in seiner Textur sehr viel zarter, die vorspringenden Nerven mehr gerundet. Die vorhandenen Borstenhaare sind länger, 2 gliedrig und pflegen in der Nähe der Nerven aufzutreten.

33. *Meliosma Glaziowii* Urb.

Untersuchungsmaterial:
Rio Janeiro Glaziou 12131 und 19587.

Die oberseitige Epidermis ist dick, die Zellen rein polygonal mit mäßig starken Wänden. Unterseits ebenso. Die Spaltöffnungen sind groß, rundlich oval bis kreisrund. Die Nerven sind durchgehend; Drusen nur in Begleitung der größeren Nerven vorhanden,

bei Exemplar 12131 sehr vereinzelt. Die Pallisadenzellen sind lang. ziemlich dünn, ihr Hauptkörper ist ebenso lang, wie die Arme; das Schwammgewebe ist gegen die Pallisadenzellen dicht, dem letztern ähnlich, nach der Blattunterseite lockerer werdend mit sehr großen Atemhöhlen. Die Trichome zeigen eine gedrungene Form. Sie finden sich nur unterseits vereinzelt als Borstenhaare mit 2 kürzeren und einem längeren Endgliede. Die Drüsenhaare sind kurz, 3—4-gliedrig, umgebogen, mit rundlichem, längsgeteiltem Drüsenkopf.

34. *Meliosma grandifolia* Urb.

Untersuchungsmaterial:

Mexico: Oaxaca leg. Liebmann.

Die oberseitigen Epidermzellen sind weitlumig, stark gewunden, die der Unterseite ebenso, mit winkeligen Biegungen. Die Spaltöffnungen sind groß, oval und regelmäßig. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet, in ihrer Begleitung sehr zahlreiche Kristalldrusen. Die Pallisadenzellen sind kurz und dünn. Das Schwammgewebe ist gegen das Pallisadengewebe sternförmig, sehr dicht, gegen die Blattunterseite locker werdend und nahezu parallele Schichtung annehmend mit großen Atemhöhlen, eine für diese Art charakteristische Erscheinung. Die Borstenhaare sind lang, mehrgliedrig mit kleiner Basalzelle, welche nicht selten durch Querwände in mehrere Fächer geteilt wird. Diese Trichome finden sich am häufigsten auf der Blattunterseite, seltener auf der Oberseite und daselbst auf den Nerven. Die Drüsenhaare sind stark umgebogen, fast eingerollt, 3—4 gliedrig mit eiförmigem Drusenkopf.

35. *Meliosma Herbertii* Rolfe.

Untersuchungsmaterial:

Dominica leg. Dr. Invray.

Die Epidermzellen der Oberseite polygonal, nach außen hin gewunden, die der Unterseite ebenso, die Spaltöffnungen sind klein. länglich. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet. Die Sklerenchymelemente sind stark entwickelt und auf dem Querschnitt nahezu kreisförmig. Ähnlich der vorigen Art zeigt das Mesophyll die Eigentümlichkeit, daß sein unterer Teil locker, nahezu parallel geschichtet und von großen Atemhöhlen durchsetzt ist. Nach dem Pallisadengewebe zu geht die parallele Schichtung in die gewöhnliche sternförmige über. Durch die sehr ähnliche Ausbildung ihres Hauptkörpers gehen die eigentlichen Armpallisaden ohne merkliche Abgrenzung in das Mesophyll über. Diese Art unterscheidet sich hierdurch wesentlich von der sehr ähnlichen *M. vernicosa*. Die in Begleitung der Nerven zahlreich vorhandenen Kristalldrusen zeigen das Aussehen von Konglomeraten einzelner Kristalle. Trichome sind als Borstenhaare nur spärlich auf der Unterseite beobachtet. Sie sind kurz. 2—3 gliedrig. — Drüsenhaare sind nicht selten auch auf der Oberseite der Blätter vorhanden, sie zeigen in ihrer Form nichts bemerkenswertes.

36. *Meliosma impressa* Kr. u. Urb.

Untersuchungsmaterial:

Haïti leg. Picarda n. 832.

Die oberseitigen Epidermzellen sind auffallend hoch mit starken Wänden. Von der Fläche hingegen sind die Zellen klein und fast rundlich. Die der Unterseite sind abgerundet polygonal, die Spaltöffnungen sind rundlich oval. Die Nerven sind meist durchgehend, die kleineren eingebettet. In Begleitung der größeren Nerven finden sich reichlich Kristalldrusen, bei den kleineren sind diese weitaus spärlicher zu beobachten. Die Pallisadenzellen sind ziemlich lang und dünn. Ihr Hauptkörper ist ebenso lang, wie die Arme und zeigt die Eigentümlichkeit, daß seine Wände eine wellige Faltung aufweisen, wodurch Intercellularräume zwischen den einzelnen Zellkörpern entstehen und eine Ähnlichkeit mit dem Schwammgewebe hervorgeht. Dies letztere zeigt sternförmige Zellen mit dichtem Gefüge. Die vorhandenen Borstenhaare sind kurz mit 2—3 kleinen Basal- und einer längeren Endzelle. Sie wurden nur spärlich auf der Blattunterseite beobachtet. Die Drüsenhaare sind gewöhnlich 4 gliedrig mit ovalen bis kugeligem längsgeteiltem Drüsenkopf.

37. *Meliosma obtusifolia* Kr. u. Urb.

Untersuchungsmaterial:

Puerto Rico leg. Sintenis n. 5326 u. 6489.

Die oberen Epidermzellen sind gewunden, nach außen hin stärker, mit derben Zellwänden. Ähnlich beschaffen sind die unterseitigen Epidermzellen; die Spaltöffnungen sind oval, regelmäßig. Die Nerven sind meist durchgehend, die kleineren eingebettet. Kristalldrusen fanden sich nur spärlich in Begleitung der größeren Nerven. Die Pallisadenzellen sind kurz mit weitlumigen Anastomosen der Arme. Das Schwammgewebe ist sternförmig, gegen die Pallisadenzellen dicht, nach unten zu locker werdend mit großen Atemhöhlen. Trichome scheinen gänzlich zu fehlen, selbst das Vorhandensein von Drusenhaaren konnte nirgends festgestellt werden.

38. *Meliosma oppositifolia* Griseb.

Untersuchungsmaterial:

Plant. Cubens. n. 2094 coll. Wright.

Die Epidermzellen der Oberseite sind weitlumig, polygonal, die Epidermis daher sehr dick. Diejenigen der Unterseite sind gleichfalls polygonal. Die zahlreichen Spaltöffnungen sind rundlich und ziemlich klein. Das Mesophyll ist sternförmig, die Pallisadenzellen lang und dünn. Die Nerven durchgehend. In ihrer Umgebung sind Kristalldrusen nicht selten. Die Sklerenchymelemente der Gefäßbündel sind kräftig entwickelt. Borstenhaare wurden nur unterseits beobachtet. Dieselben sind gewöhnlich 4 zellig, wovon 2 kurze Basalglieder sind. Drüsenhaare sind meist selten. Sie zeigen die gewöhnliche, oft erwähnte Form, sind aber sehr kurz.

39. *Meliosma Pardonii* Kr. u. Urb.

Untersuchungsmaterial:
Guadeloupe leg. Duss. n. 3485.

Die oberseitige Epidermis ist ziemlich dick. Die Zellen haben derbe Wände und erscheinen in der Fläche rundlich, ebenso die unterseitigen Zellen. Die Spaltöffnungen sind zahlreich, rundlich oval und eingesenkt. Die Nerven sind durchgehend, in ihrer Begleitung häufige Kristalldrusen. Die Pallisadenzellen sind lang und zeigen die bereits öfter erwähnte eigentümliche Ausbildung des Hauptkörpers als Übergang zum Schwammgewebe besonders schön. Das Mesophyll ist sternförmig, nach unten locker mit weiten Atemhöhlen. Borstenhaare fehlen. Drüsenhaare treten nur sehr spärlich auf, sind sehr kurz, 3gliedrig umgebogen und durch den auffallend großen, kugeligen, längsgeteilten Drüsenkopf bemerkenswert.

40. *Meliosma Schlimii* C. Müll. in Walp. Ann. VII (1869) S. 640. *Oligostemon Schlimii Turcz.* in Bull. Mosc. XXXI, 1 (1858) S. 447).

Als Untersuchungsmaterial dieser Art liegen 2 Exemplare vor, welche beide als *M. Schlimii* bezeichnet sind. Von diesen ist jedoch nur das eine, welches die No. 702 trägt und von Schlim in der Prov. Ocaña (Neu-Granada) gesammelt wurde, laut Mitteilung in den Ann. des Sciences nat. t. XVI (1872) pg. 362 etc. als *M. Schlimii* und zwar als Originalexemplar zu bezeichnen. Das zweite Individuum kann schon äußerlich nicht mit dem erwähnten identifiziert werden und die anatomische Untersuchung des Blattes muß jeden Zweifel hierüber beseitigen. Dieses zweite Exemplar trägt die Bezeichnung: *M. Schlimii* C. Müll. in Walp. ann. VII. 1869 (Herb. Delessert) No. 1632 voyage de Funck et Schlim, Venezuela, Merida: S. Nevada.

Zunächst möge der Blattbau des Originalexemplares mitgeteilt werden. Die Zellen der oberseitigen Epidermis sind ziemlich flach, ihre Begrenzung polygonal, nach außen hin etwas gewunden. Die Epidermzellen der Unterseite sind polygonal oder nur sehr wenig gekrümmt. Die Spaltöffnungen sind klein und rundlich. Das Mesophyll ist sternförmig, die Armpallisadenzellen sind lang und fadenförmig. Die Nerven sind durchgehend, die größeren an der Blattunterseite stark vorspringend. In ihrer Umgebung sind Kristalldrusen häufig. Eine eigentümliche Gestalt zeigen die Borstenhaare, welche die Unterseite in Menge bedecken, besonders auf den Nerven und nicht selten auch auf der Blattoberseite zu finden sind. Ihre Länge ist sehr wechselnd, sowie die Anzahl ihrer Glieder. Es finden sich kurze borstenartige Haare mit 3 Gliedern ohne bemerkenswerte Form. Daneben wieder lange Haare, die bis zu 7—8 Glieder aufweisen. Hiervon bilden 3—4 den Basalteil, die übrigen das Ende des Haares. Auffallenderweise sind die Basalglieder in ihrem Querdurchmesser bedeutend dünner, als die zuweilen etwas blasig aufgetriebenen Endglieder. Umgekehrt wieder finden sich Haare, deren Basalglieder stark verbreitert sind und mit den Endgliedern gegen die Spitze hin allmählich dünner werden. Ebenso

gebaut sind die Haare der Blattoberseite, nur ist ihre Länge gewöhnlich geringer. — Von besonderer Form sind ferner die Drüsenhaare. An 2 flache, stark verbreiterte Basalglieder schließen sich gewöhnlich 3 langgestreckte zylindrische Glieder an, worauf dann das sehr kurze Drüsenköpfchen folgt, dessen Gestalt durch eine Längswand, welche eine starke Einschränkung verursacht, fast herzförmig wird. Die Drüsenhaare sind umgebogen und von außergewöhnlicher Länge.

Das andere, als *M. Schlimii* bezeichnete Exemplar ist durch folgende Merkmale als eine andere Species zu erkennen. Die Epidermzellen der Oberseite sind durchaus polygonal, ebenso die der Unterseite. Die Spaltöffnungen sind länglich und an beiden Enden mit Verdickungen versehen. Stark abweichend sind ferner die Haarformen. Auf den stark vorspringenden Nerven der Blattunterseite finden sich lange Borstenhaare mit 5—6 ziemlich gleichlangen, etwas ausgebauchten Gliedern, welche auf einer flachen Basalzelle aufsitzen. Auf der Fläche des Blattes finden sich nicht selten Haare von eigentümlicher Gestalt. Auf 2 sehr flache Basalzellen folgt eine längere sich wenig verjüngende weitere Zelle, worauf eine lang zugespitzte und sehr dünne Zelle den Abschluß bildet. Was aber diese Species von der typischen *M. Schlimii* sofort unterscheidet, sind die Drüsenhaare, welche in ihrer Form bei der ganzen Gattung nicht ihresgleichen finden. Dieselben sind äußerst zahlreich zu beobachten auf der Unterseite der Mittelrippe des Blattes und sind auch sonst auf der ganzen Unterseite verbreitet. Vermöge ihrer außergewöhnlichen Länge einerseits und ihrer gestreckten, nicht umgebogenen Richtung andrerseits sind sie bereits mit bloßem Auge zu erkennen. Sie bestehen aus gewöhnlich 5 allmählich dünner werdenden Gliedern, worauf ein etwa feigenförmiger Drüsenkopf von ansehnlicher Größe folgt. Dieser ist durch eine Anzahl von Vertikalwänden in mehrere radiale Teile zerlegt. Die sonstige Beschaffenheit des Blattbaues weicht von dem der übrigen Arten unserer Gattung nur unwesentlich ab und es ist nichts weiteres als bemerkenswert hervorzuheben.

41. *Meliosma sinuata* Urb.

Untersuchungsmaterial:

Brasil. leg. Glaziou ,16707.

Die oberseitige Epidermis ist dick, die Zellen polygonal mit derben Wänden. Diese sind gerade und durch Querwände nicht selten verdoppelt. Die unterseitigen Epidermzellen sind gleichfalls polygonal. Die Spaltöffnungen sind groß, zahlreich, rundlich oval bis kreisrund. Die Nerven sind durchgehend, in ihrer Umgebung wurden Kristalldrusen nur spärlich beobachtet. Die Pallisadenzellen sind lang und dünn, der Hauptkörper ist länger als die Arme. Das Schwammgewebe ist in seiner oberen Hälfte sternförmig, dicht, nach unten zu aus weitlumigen, parallel geschichteten Zellen bestehend. Borstenhaare fehlen. Drüsenhaare sind zahlreich auf der

Unterseite. Sie bestehen aus 3—4 Gliedern, sind umgebogen und tragen einen länglichen Drüsenkopf.

42. *Meliosma Sellowii* Urb.

Untersuchungsmaterial:
Brasil: Sellow.

Die oberseitigen Epidermzellen sind polygonal, zuweilen etwas gewunden, ebenso die der unterseitigen Epidermis. Die Spaltöffnungen sind groß, rundlich oval. Die Nerven sind durchgehend. Kristalldrusen nur in Begleitung der größeren. Die Pallisadenzellen sind lang, ihr Hauptkörper beträgt fast die Hälfte. Das Schwammgewebe gleicht dem von *M. sinuata*. Borstenhaare fehlen. Drüsenhaare sind auf der Unterseite häufig, gewöhnlich 4 gliedrig mit Längsskulptur der Cuticula. Der Drüsenkopf ist kurz, keulenförmig und ungeteilt.

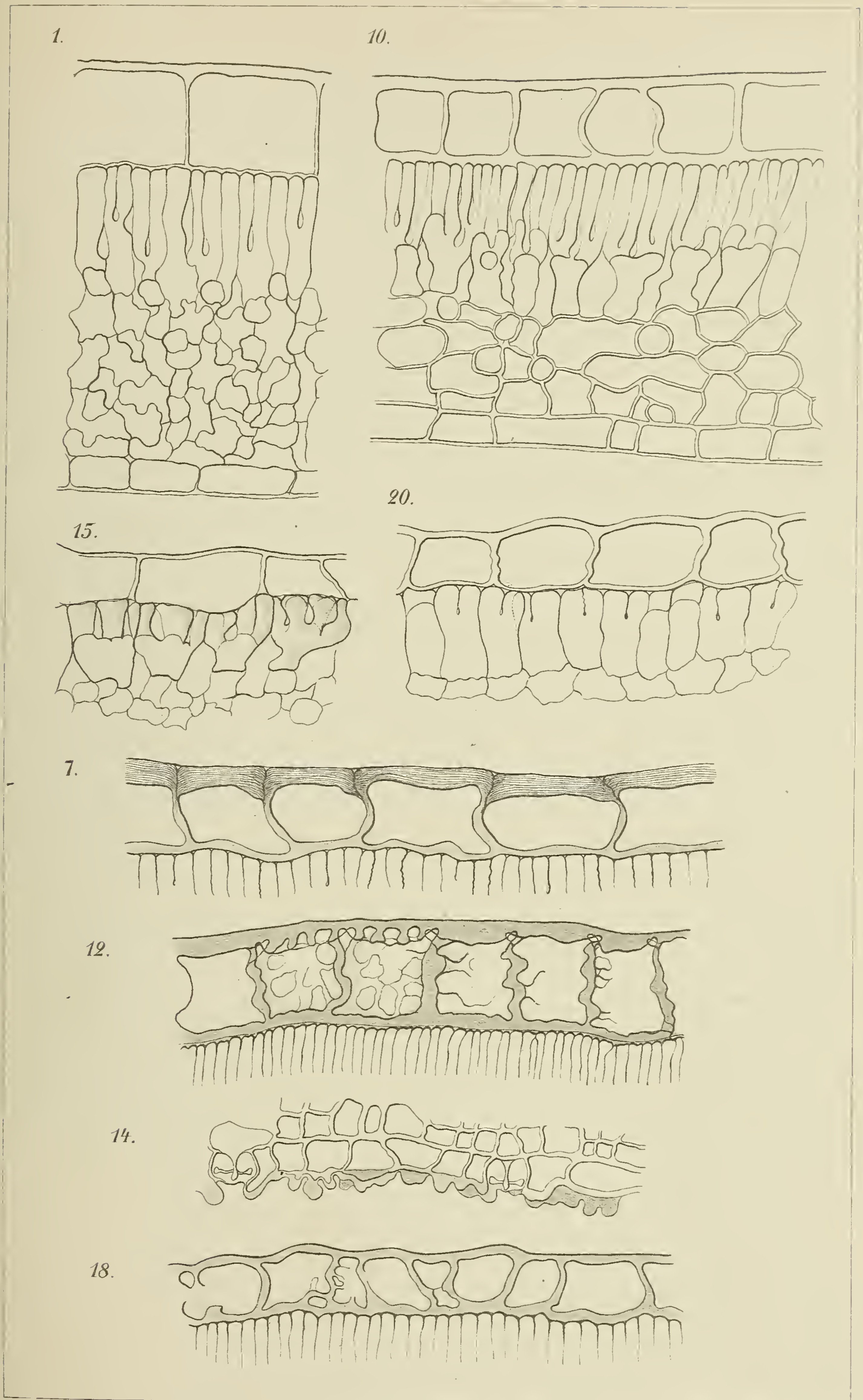
43. *Meliosma vernicosa* Griseb.

Untersuchungsmaterial:
ad Narongo (?) Costa Rica? leg.?

Die Epidermzellen der Oberseite sind polygonal, ziemlich hoch, ebenso die der Unterseite. Die Spaltöffnungen sind eingesenkt, oval, mit Verdickungen an beiden Enden. Das Schwammgewebe ist sternförmig, die Armpallisaden ziemlich dünn und von wechselnder Länge. Sie gehen in ähnlicher Weise, wie bei *M. Herbertii* in das Mesophyll über. Die größeren Nerven sind durchgehend, die kleineren eingebettet, die Sklerenchymelemente sind nicht sehr stark entwickelt. Kristalldrusen sind zahlreich in Begleitung der Nerven. Trichombildung ist sehr entwickelt, besonders an jüngeren Blättern und am häufigsten auf der Blattunterseite in der Nähe der stark vorspringenden Nerven zu beobachten. Auffallend ist ihre außerordentlich wechselnde Länge. Es finden sich bei dieser Art sowohl die längsten bisher beobachteten Borstenhaare, wie auch die kürzesten. Diese Haare sind 5—6 gliedrig, wovon das unterste Glied eine flache Basalzelle bildet, worauf dann entweder eine einzige zugespitzte Zelle folgt, oder deren 2, 3 bis 5 langgestreckte Glieder. Auch die Blattoberseite weist diese Trichome auf, nur sind sie hier im allgemeinen kürzer. Drüsenhaare finden sich auf beiden Seiten nicht selten. Gewöhnlich 3—4 gliedrig, umgebogen tragen sie ein durch eine Längswand geteiltes Köpfchen von ansehnlicher Größe.

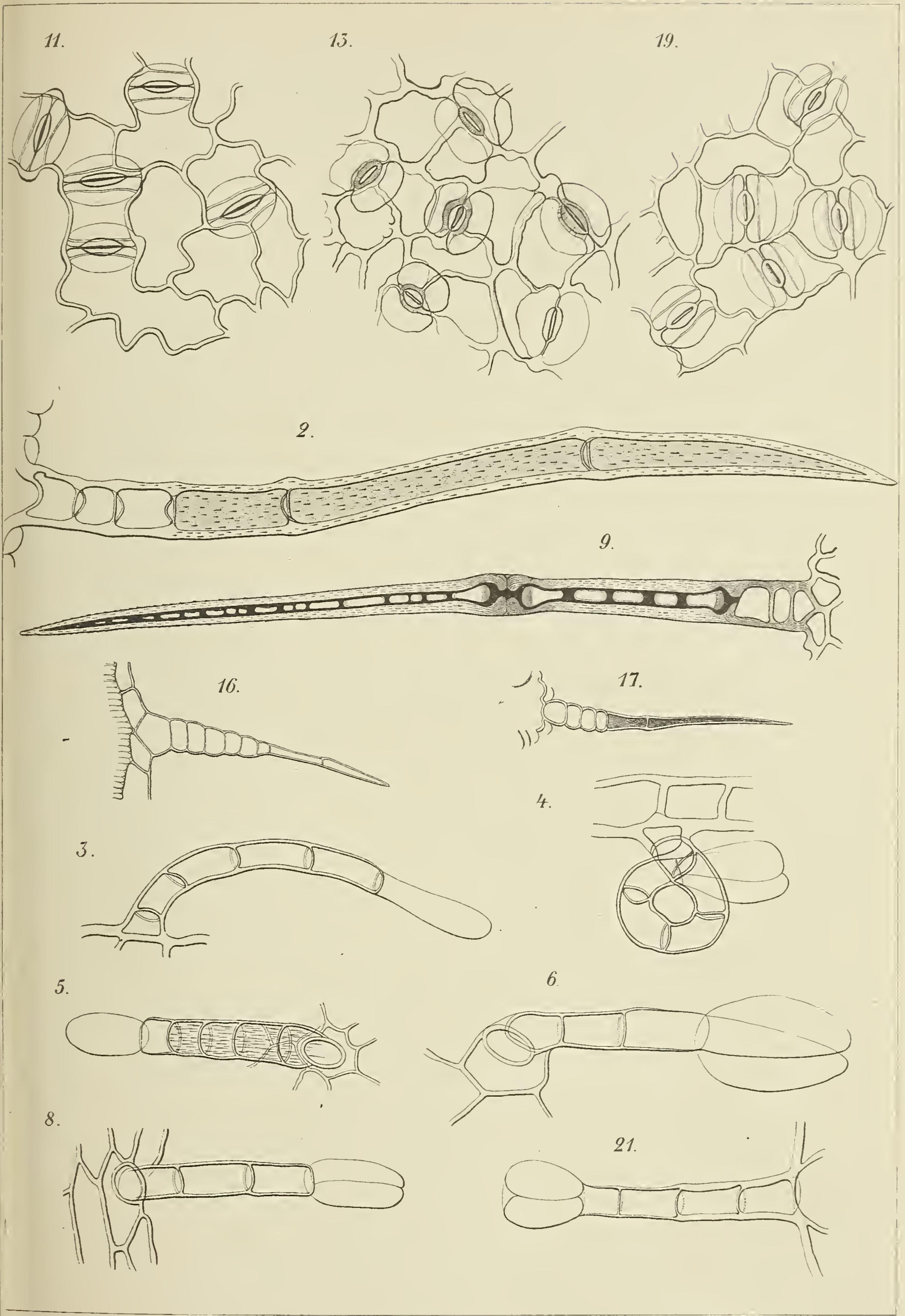
Erläuterung der Figuren.

1. *Mel. Arnottiana* Walp. Blattquerschnitt mit Armpallisadenzellen.
2. *Mel. Arnottiana* Walp. Borstenhaar.
3. *Mel. Arnottiana* Walp. Drüsenhaar.
4. *Mel. celebica* Warb. Drüsenhaar.
5. *Mel. cuspidata* Bl. Drüsenhaar.
6. *Mel. hirsuta* Bl. Drüsenhaar.



Dihm del. Verlag von C. Heinrich in Dresden. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.





Dihm del. Verlag von C. Heinrich in Dresden. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



7. *Mel. lanceolata* Bl. Epidermis der Blattoberseite.
8. *Mel. lanceolata* Bl. Drüsenhaar.
9. *Mel. lancifolia* Hook fil. Borstenhaare der Blattunterseite.
10. *Mel. lepidota* Bl. Blattquerschnitt mit Armpallisadenzellen.
11. *Mel. nitida* Bl. Spaltöffnungen.
12. *Mel. pungens* Wallich. Epidermis der Blattoberseite, Querschnitt.
13. *Mel. pungens* Wallich. Spaltöffnungen.
14. *Mel. rigida* Sieb. u. Zucc. Epidermis der Blattunterseite, Querschnitt.
15. *Mel. tenuis* Maxim. Armpallisadenzellen.
16. *Mel. tenuis* Maxim. Borstenhaar.
17. *Mel. Wallichii* Planch. Borstenhaar.
18. *Mel. Wightii* Planch. Epidermis der Blattoberseite, Querschnitt.
19. *Mel. Wightii* Planch. Spaltöffnungen.
20. *Mel. alba* Walp. Armpallisadenzellen.
21. *Mel. dentata* Urb. Drüsenhaar.

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Florideenkeimlinge.

Von

Privatdozent Dr. **Fr. Tobler,**
Münster i. W.

Mit Tafel VII.

In seinem neuen Algenbuch[1]) hat Oltmanns auch in Abschnitt III der Abteilung *Rhodophyceae* unter „Jugendstadien usw.“ [2]) das zusammengestellt, was wir bisher über die Keimung von Sporen bei diesen Algen wissen. Er betont dort: „alles in allem genommen sind wir über die Jugendformen zahlreicher Florideen noch recht mangelhaft orientiert, und deshalb ist es kaum möglich, ein allgemeines Bild von diesen Dingen zu geben.“ [3]) Nach dem vorhandenen Materiale glaubt der genannte Autor unter den Keimlingsformen drei Typen unterscheiden zu können: 1. der aufrechte der Ceramio-Rhodomeleen, 2. Scheiben- resp. Sohlentypus, 3. Halbkugeltypus. Doch weist er auf die Möglichkeit eines Zusammenhanges zwischen dem Sohlen- und dem Halbkugeltypus dadurch hin, daß er für *Dumontia* mit normaler Sohle im erwachsenen Zustande die Keimung nach Typus 3 angibt. — In einer früheren Mitteilung[4]) habe ich einige einfache Beobachtungen über Keimung von Florideen veröffentlicht, wie ich aus Oltmanns' Literaturübersicht entnehme, z. T. ohne genügende Kenntnis verstreuter früherer Angaben. Ich machte aber damals fußend auf verschiedenen ziemlich differierenden Beobachtungen an *Ceramium* u. a., darauf aufmerksam, daß äußere Bedingungen leicht der Keimung einen recht abweichenden Charakter verleihen können. Namentlich gilt dies hinsichtlich der Sohlen- und Scheibenbildung am Keimling, die mir biologisch so verständlich erscheint, als Folge stärkerer Inanspruchnahme der Haftorgane in

[1]) Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1904/5. 2 Bände.
[2]) Bd. I S. 637 ff.
[3]) l. c. S. 643.
[4]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Biologie einiger Meeresalgen. (Beihefte zum bot. Centralbl. XIV. 1903.)

lebhafterer Strömung. Wenn daher Derick[1]) in seiner Arbeit über die Haftorgane der Florideen verschiedentliche Beiträge zur Kenntnis der Keimung seiner Objekte gibt, so muß man in Anbetracht seiner zwar gleichmäßig durchgeführten, aber nach meiner Ansicht nicht natürlichen Kulturmethode[2]) doch zweifelhaft bleiben, ob die Beobachtungen stets Anspruch auf normales Verhalten machen können. Denn mehr als bei andern experimentell morphologischen Untersuchungen sind in diesem Falle die Einzelbeobachtungen zahlreich, die als Verhalten des Keimlings unter besonderen Bedingungen, wenn nicht als Unica aufzufassen sind. Und nur, falls die spezifischen Reize der besondern Ausbildung erkennbar werden, können solche Daten mit von Wert sein für die Feststellung der Entwicklungsgeschichte der betreffenden Form.

Unter den obwaltenden Verhältnissen halte ich Sammlung von Einzelbeobachtungen für das beste Mittel, Klarheit über den angeregten Punkt zu bekommen und gebe hiermit noch einige schon vor längerer Zeit gemachte Beobachtungen, die mir an Wahrscheinlichkeit in ihrer Deutung und Richtigkeit der Darstellung erst durch Oltmanns' Notizen zu gewinnen schienen. Durchweg wählte ich die häufigsten Fälle meiner Schalenkulturen (vgl. dazu auch die frühere Mitteilung) aus, viele offenbare Unica beiseite lassend. Durchweg liegen auch bei mir nur Beobachtungen aus der Kultur vor, doch waren die Keimlinge in der gewohnten Umgebung (oft am und im Mutterthallus), in Wasserwechsel und normaler Beleuchtung.

I. Griffithsia opuntioides J. Ag. (*Ceramiaceae.*)

Die Karposporen sind rotgefärbt, haben Kugelgestalt und einen Durchmesser von etwa 0,06 mm. Ausgefallen aus dem Cystokarp, keimten sie in wenigen Tagen, indem eine unbedeutende Anschwellung und Längsstreckung erfolgte. Gleich darauf fand sich aber auch immer das eine Ende der Spore in der Richtung der Längsachse ausgezogen und verjüngt. In diesem Teil der Zelle sammelt sich eine bedeutende Plasmamenge, sodaß er bei der nun erfolgenden Abtrennung durch Querwandbildung beträchtlich dunkler gefärbt erscheint (Fig. 1 u. 2). Mit dieser Querwandbildung ist die polare Differenzierung des Keimlings geschehen. Es beginnt jedenfalls jetzt ein verschiedenartiges Wachstum in den beiden (der anfänglichen Längsachse entsprechenden) Richtungen: die größere Zelle nimmt weiter an Umfang zu, streckt sich bis auf das Fünf- oder Siebenfache ihrer Breite, womit sie etwa das Verhältnis erreicht hat, wie es zwischen Länge und Breite der normalen Glieder des Thallus dieser *Griffithsia* besteht. Unterdes ist aber aus der kleineren dunkleren Zelle des Zweizellenstadiums die Rhizoidbilduug erfolgt. Die Zelle bietet mit frühzeitigem Auftreten der Querwand einen kleinen fast farblosen Fortsatz von oft auch an der Basis recht geringem Durchmesser, der sodann als selbständige

[1]) Notes on the development of the holdfasts of certain Florideae. (Bot. Gazette. XXVIII. 1899. p. 246—263.)

[2]) Derick kultivierte die Sporen auf Objektträgern zum Teil in stark strömendem Wasser, eine mir unnatürlich erscheinende Bedingung. (l. c. p. 246.)

Zelle und ohne weitere Querwandbildung schnell beträchtliche Länge erreichen kann. Er überflügelt in seiner Ausdehnung sehr bald, obwohl später entstanden, das Produkt der anderen Zelle und trägt in seiner geschlängelten dünnen Form, wie auch im Mangel der Chromatophoren deutlich den Charakter des Rhizoids (Fig. 3).

Die dunklere Zelle, aus der dies Gebilde hervorging, kann sodann auch noch mehr Rhizoiden entsenden. Sie tritt aber gleichfalls in Streckung ein, ehe es in dem entstehenden Gliederfaden zu weiteren Querwandbildungen kommt. Während also aus dem Dreizellenstadium des Keimlings sich stets als Mitte die dunklere und rundliche Zelle heraushebt, erscheint sie in der Folge gestreckt und nicht mehr an Länge zurückstehend hinter der ersterwähnten Zelle des Gliederfadens (Fig. 4). An dieser erfolgt nun die weitere Längenzunahme unter Einschaltung von Querwänden und so die Bildung des Gliederfadens. Später können die Glieder unter Wahrung des Größenverhältnisses in Länge und Breite oder auch unter Anschwellung am oberen Zellende gleichmäßig wachsen. Auf dem Stadium von etwa zehn Zellen tritt seitliche Verzweigung ein. Die Rhizoiden können später gleichfalls Querwände aufweisen.

Die Keimung der *Griffithsia*-Sporen erfolgte auch unter Lichtabschluß. Auffallend an ihrem Wachstum war in diesem Falle, daß die Rhizoiden an Länge resp. Schnelligkeit der Entwicklung zurückblieben. Die zweigeteilte dunkle Spore ist in ihrem beträchtlicheren Querdurchmesser auch im Sechs- bis Achtzellenstadium des Keimlings noch deutlich zu erkennen. Von der einen Sporenhälfte wird eine rhizoidähnliche Zelle abgegliedert (Fig. 5). Sie ist beträchtlich dünner und chromatophorenärmer. In der Folge streckt sie sich und teilt sich. Namentlich der bleibend geringere Durchmesser veranlaßt ihr rhizoidartiges Aussehen. Bisweilen finden sich gleiche Triebe an verschiedenen Seiten der Spore (Fig. 6). Bisweilen kann auch die erste Teilung ausbleiben und nach einiger Größenzunahme mehrfach, in verschiedener Richtung, die Bildung der oben beschriebenen Zellreihen erfolgen.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß vor allem die erste Teilung in inhaltsarme und inhaltsreiche (helle und dunkle) Zelle unter dem Einfluß des Lichtes geschieht, vielleicht daß dieses dabei ähnlich orientierend wirkt, wie es nach Rosenvinge für *Fucus* oder nach Stahl für *Equisetum* der Fall ist.[1]) Wichtig ist aber, daß hier die Algensporen nicht im Dunkeln üppigere Rhizoidbildung aufwiesen, obwohl sonst anscheinend unter gleichen Bedingungen wie die im Licht keimenden. Daß die Sporen überhaupt keimen, die Keimlinge im Dunkeln wachsen (was ja auch für Florideen im ausgewachsenen Zustande gilt), und daß sie nicht einmal Abnahme des Farbstoffgehaltes erkennen lassen, dürfte ähnliche Gründe haben, wie sie für die Keimung von Moos- und Farnsporen herangezogen werden.[2]) Undenkbar wäre es übrigens nicht, daß

[1]) Oltmanns l. c. II. S. 235.

[2]) Die Möglichkeit der Keimung und Ernährung bei Lichtabschluß führt auch neuerdings Treboux für Moossporen an. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. XXII. 1904. S. 572.) Vgl. ferner Pfeffer, Pflanzenphysiologie. 3. Aufl. I. S. 317.

hier der Wechsel von Licht und Dunkelheit gerade wieder selbst die Sporenkeimung (oder schon die Entlassung aus dem Cystokarp) begünstigte. Eine solche Angabe macht Brannon[1]) für *Grinellia americana.*

II. Plocamium coccineum (Huds.) Lyngb. (*Rhodymeniaceae.*)

Die Größe der Karposporen beträgt im Durchmesser etwa 0,023 mm. Sie haben Kugelgestalt und gleichmäßig dunkelrote Farbe. Sie keimten auf dem Boden der Schalenkulturen einige Tage nach der Entleerung aus dem Cystokarp. Der Keimungsprozeß wird durch eine mäßige Anschwellung eingeleitet (Durchmesser jetzt etwa 0,031 mm). Dann erfolgt die erste Teilung, die ziemlich genau die Kugel halbierend eine chromatophorenreiche von einer chromatophorenarmen Zelle abscheidet (Fig. 7). Dieser Unterschied der Färbung verliert sich aber bereits im folgenden Stadium. Dies zeigt uns die eine Zelle, wohl die anfangs chromatophorenreichere, zweigeteilt durch eine zur ersten Wand geneigt stehende. Durch Teilung in den beiden so entstandenen Zellen schließt sich hieran ein Fünfzellenstadium an. Bis hierher (Figur 8 und 9) hat die gesamte Spore noch gleichmäßige Anschwellung erfahren, die eine bisher noch ungeteilte Tochterzelle hat annähernd das gleiche Volumen wie die vier aus der Schwesterzelle hervorgegangenen Teile. (Bisweilen ist sogar auf dem Dreizellenstadium die ungeteilte Zelle noch größer als die zwei anderen zusammen.) Die nun folgenden Teilungen gehen sehr rasch und ohne Änderung der Gesamtdimensionen vor sich. Es bildet sich bald ein kugeliger Ballen von etwa zwölf bis sechzehn Zellen. Hierbei (Fig. 10) befinden sich auch Produkte der vorher ungeteilt gebliebenen Zelle; doch ist der Beginn ihrer Bildung nicht genau zeitlich festzulegen. Jedenfalls sind auch jetzt noch einige durch Größe und geringen Chromatophorengehalt ausgezeichnete Zellen zu sehen.

Von dem so entstandenen Zellhaufen aus werden nun in verschiedenen Richtungen sproßartige Fortsätze gebildet. Gleichzeitig wachsen einzelne Zellen zu langen fast farblosen Rhizoiden aus. Die Entstehung ist, wie immer, sehr von örtlichen Verhältnissen als äußeren Reizen abhängig, was Ausdehnung und Zeit des Auftretens angeht, ebenso auch ihre Richtung und Lage zu den jungen Sproßachsen. Einmal kamen an einem Komplex von kaum fünfzehn Zellen schon zwei ausgeprägte Rhizoiden und keinerlei Sproß vor (Fig. 11), ein andermal an einem Thallus von etwa fünfzig Zellen, der bereits einen ausgeprägten Sproßscheitel besaß, noch keinerlei Rhizoiden zur Beobachtung.

III. Gigartina Tedii (Huds.) Lamour. (*Gigartinaceae.*)

Die Keimung ist der von *Plocamium* sehr ähnlich. Die Tetrasporen, die ich beobachtete, haben ungefähr 0,02 mm Durchmesser.

[1]) Brannon, M. A. The structure and development of *Grinellia americana* Harv. (Annals of Bot. XI. 1897. p. 1—28. p. 8.)

Die erste Teilung ließ keine Trennung in chromatophorenarme und chromatophorenreiche Zelle erkennen, doch folgte im weiteren die Bevorzugung der einen Tochterzelle in der Wandbildung, fernere Anschwellung, sodann ohne neue Größenzunahme Bildung eines Zellballens und daran Sproßentwicklung. Die Rhizoidbildung sah ich hier gar nicht. An dem noch spät erkennbaren Zellhaufen standen entwickelte und zur Verzweigung schreitende Sprosse, ohne daß von Rhizoidbildung etwas zu erkennen war. Auch das möchte wieder die Abhängigkeit des Auftretens dieser Organe von äußeren Reizen in jedem Falle anzeigen (Fig. 12—14).

IV. Polysiphonia urceolata (Lightf.) Grev. (*Rhodomelaceae.*)

Die etwa kugeligen Karposporen haben einen Durchmesser von ungefähr 0,05 mm. Der Auskeimung geht eine geringe Größenzunahme voran. Die erste Wandbildung erfolgt derart, daß eine größere inhaltsärmere Zelle von einer kleinen inhaltsreichen getrennt wird (Fig. 15). Diese letztere beginnt zu wachsen und teilt sich mehrfach durch Querwände, die der ersten Wand parallel stehen (Fig. 16). Im Stadium von drei bis vier Zellen geht auch aus der anfangs genannten inhaltsärmeren Zelle eine Rhizoidbildung hervor (Fig. 17). Die Längsstreckung des Zellkörpers übersteigt selten den doppelten Sporendurchmesser. Vielmehr treten sehr bald nun Teilungen der Längsachse parallel auf und es entsteht ohne beträchtliche Annahme des Umfanges ein eiförmiger Zellhaufen. An ihm sind Mittelsiphon und Randsiphonen wie an einem Sprosse zu erkennen, nur daß die „Stockwerke" alle ohne jede Streckung in der Achsenrichtung, die einzelnen Glieder sogar etwa doppelt so breit als lang sind. Aus diesem Gebilde sproßt darauf im Stadium von etwa zehn bis fünfzehn Zellen ein erheblich schmalerer Trieb vom Charakter eines jungen Astes, d. h. es finden fortgesetzt Teilungen zur Ausbildung von Rand- und Mittelsiphonen, begleitet von Streckung, statt. Die Richtung dieses Sprosses braucht nicht notwendig dieselbe zu sein, wie die Längsachse des Zellhaufens (Fig. 18).

Sodann können sowohl an dem neuen Sprosse als auch an dem (selbst nachträglich nicht gestreckten) Zellballen seitliche Sproß- und Rhizoidbildungen vorkommen. Infolge der Umfangszunahme des Sprosses 1 verwischt sich auch der Gegensatz zwischen ihm und dem primären Zellhaufen, der in der Form noch lange an die Gestalt der Spore erinnert, mehr und mehr (Fig. 19).[1])

Auch die Keimung dieser *Polysiphonia* sah ich im Dunkeln erfolgen. Auffallend und abweichend war dabei zunächst, daß das Wachstum sehr viel langsamer vor sich ging. Die Produkte in Fig. 20 entstanden in der vierfachen Zeit, wie die gleich umfangreichen der normalen Kultur. Sodann trat hier ähnlich wie bei

---

[1]) Die beiden Objekte in Fig. 19 könnten übrigens den auffälligen Stand des seitlichen Sprosses nur besonderer Lage in der Kultur verdanken, da sich gerade auch ein Rhizoid seiner Ursprungsstelle opponiert findet.

Griffithsia die Rhizoidbildung augenscheinlich zurück. Nur einige wenige Male fand ich solche an Objekten, die der obigen Figur sonst ähnelten.

V. Polysiphonia variegata (Ag.) Zan. (*Rhodomelaceae.*)

Hier sah ich fast stets Rhizoidbildung gleich nach der ersten Wandbildung auftreten. Der Unterschied im Inhalt der ersten beiden Zellen war bei weitem nicht so deutlich wie bei der vorigen Art (Fig. 21). Im übrigen schienen die Vorgänge (neben vielen anomalen Bildungen in meiner Kultur) ebenso wie dort zu verlaufen. Die späteren Stadien zeigen am basalen Teil des deutlich erkennbaren Sprosses eine Anzahl von zwar normal wie im Sproß gelagerten, aber breiteren, niedrigeren Zellen, die sich somit von dem übrigen Sproß abheben (der Zellhaufen, vgl. bei *Pol. urceolata)* (Fig. 22). Übrigens kamen einige der andersartigen Bildungen hier wieder mit relativ solcher Häufigkeit vor, daß sie Beachtung zu verdienen scheinen. Fig. 23 erinnert z. B. in mancher Beziehung an die Keimung von *Plocamium* oder *Gigartina,* d. h. an etwas ähnliches, wie den Oltmanns'schen Kugeltypus. Es ist zunächst ein Zellhaufen entstanden, aus dem sodann Sproß und erstes Rhizoid hervorgehen.

Hinsichtlich des letzteren sei noch bemerkt, daß ich die Angabe Dericks, wonach die Spore bei der Keimung zunächst nur mit einer Schleimscheibe am Substrate haftete und diese dann vom ersten Rhizoid durchbrochen wird, nur als besonderen Fall (einmal fast so wie in seiner Abbildung) und nicht allgemein an meinem Materiale beobachten konnte (vgl. Derick l. c. unter *Ceramium rubrum C. Ag.*). Dies mag zusammenhängen mit den besonderen Kulturbedingungen der Objekte Dericks, unter denen ein Festhaften für die Spore sehr erschwert war. Schleimabsonderung als Vorstadium der Auskeimung gibt übrigens auch Brannon[1]) für *Grinellia americana* Harv. an.

Die vorstehenden Beobachtungen wurden zum größten Teil an der Zoologischen Station in Neapel im Februar und März 1903 angestellt *(Griffithsia, Plocamium, Gigartina, Polysiphonia urceolata),* die auf *Polysiphonia variegata* bezüglichen sind im Juli 1903 an der biologischen Station in Bergen (Norwegen) vorgenommen.

Der erste der von mir hier neu beschriebenen Fälle, deren genauere Beschreibung mir gerade bei der Unklarheit der Verhältnisse bei den Florideen als wünschenswert erschien, reiht sich ohne weiteres den einfachen Keimungsprozessen bei Ceramiaceen an.

Für die drei anderen Gattungen aber, die Formen mit komplizierterem Thallusaufbau repräsentieren, ist als gemeinsam mit

[1]) l. c. p. 9.

jenem Falle lediglich die durchgehends sich findende erste Teilung in zwei verschiedenwertige Elemente hervorzuheben, auch hier werden durch die erste Querwand Wurzelpol und Sproßpol (ähnlich wie bei *Fucus*) geschieden.[1] Bis auf *Gigartina* ist schon durch die Quantität des Inhalts der verschiedene Wert beider Zellen angedeutet. Aus dem weiteren nicht immer einheitlich bei allen drei Gattungen sich vollziehenden Verlauf ist zu betonen, daß früher oder später ein Moment eintritt, in dem ohne erhebliche Größenzunahme eine lebhafte Zellteilung erfolgt. So kommt es stets zur Bildung eines Zellhaufens oder ziemlich formlosen Klumpens, und aus diesem geschieht sodann die Weiterbildung auf dem Wege einer Sprossung und nicht durch Umbildung des Zellkomplexes selbst zur normalen Thallusform (vgl. Fig. 10, 11, 14, 18).

Auf den Eintritt der Furchung oder der sehr lebhaften Teilung deutet auch von vornherein der reichere Inhalt der Sproßzelle bei der ersten Wandbildung hin.

So nahe es aber liegt, diesen ursprünglich der Zoologie entlehnten Begriff hier heranzuziehen,[2] so nahe liegt es, auch an die längst so benannte Furchung bei Braunalgen zu erinnern. Doch wird das Ei von *Fucus*, selbst wenn der Keimling an der Basis die rundliche Querschnittsform des Keulenstadiums beibehält, ziemlich direkt zum jungen Pflänzchen (Oltmanns I, 494), bei *Halopteris* indessen spricht Sauvágeau geradezu von der Bildung eines „tubercule", zu dem das Ei wird (vermittels einer Furchung), und aus dem dann erst fixierende Rhizoiden, sodann Sprosse hervorgehen.[3] Der Zellhaufen, der so unmittelbar dem Ei hier seinen Ursprung verdankt, geht nachher wohl ein oder wird von den Rhizoiden verdeckt. Doch stehen natürlich diese Ähnlichkeiten auf andern Voraussetzungen als unsere Keimungsstadien.

Wesentlicher ist der Hinweis auf die bei Oltmanns (I, 643) gesammelten Fälle seines Halbkugeltypus an Keimlingen anderer Florideen.[4] Nach einigen der von Thuret herrührenden Beispiele (*Polyides, Chondria*), sowie der Beschreibung Dericks von *Chondria* (l. c. p. 247: „irregular spherical mass is formed") kann ich den Typus der *Corallina rubens* Thurets mit der Einstülpung der „Halb"-kugel als einen weniger häufigen bezeichnen, vielmehr in dem „Kugel"typus das gewöhnlichere Vorkommen annehmen. Von Ab-

---

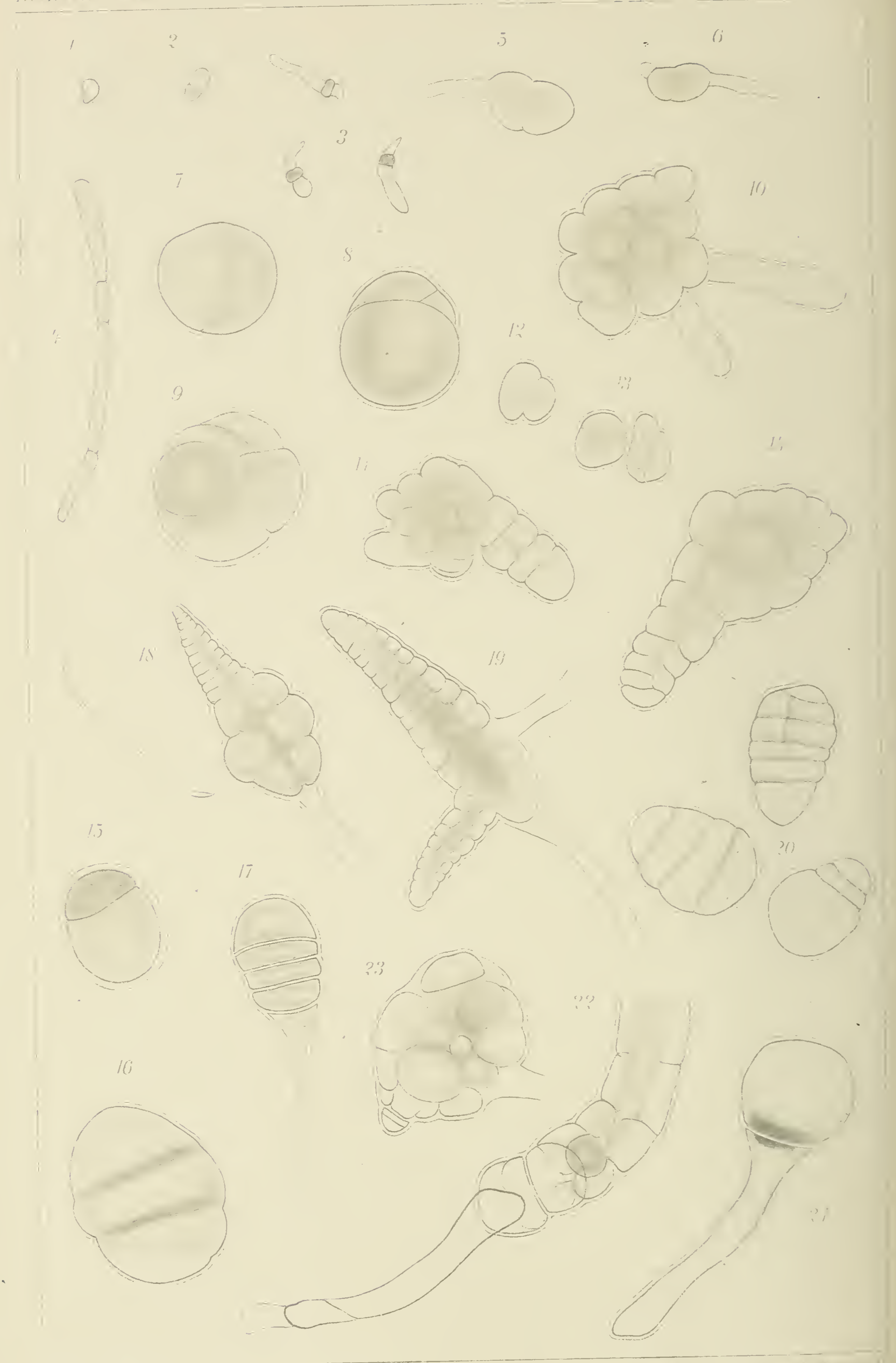
[1]) Oltmanns l. c. I. S. 638.

[2]) Als eine neuere Hereintragung des Begriffs in fremdes Gebiet kenne ich z. B. die Teilung und Inhaltszunahme ohne Größenzunahme an gewissen nicht mehr embryonalen Zellen vor der Regeneration bei *Torenia* auf der Blattspreite. (Winkler, H., Regenerative Sproßbildung usw., Ber. d. Deutschen bot. Ges. XXI. 1903. S. 98.)

[3]) Sauvageau, C., Remarques sur les Sphacélariacées, p. 430f. der separat erschienenen Fortsetzung der Arbeit aus Journal de Botanique 1904, Fasc. II (dort bis S. 321 abgedruckt). Übrigens erwähnt Oltmanns für die Spacelariaceen ausgedehnte Sohlenbildung vor der Sproßentwicklung (l. c. I, S. 406).

[4]) Der reichen Literatur wäre dort noch beizufügen: Golenkin, M., Algologische Notizen (Bull. de la Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou N. S. VIII. 1894 p. 257—270), wo auf S. 259 für *Bonnemaisonia asparagoides* die Keimung mit Quadranten, Oktantenbildung ohne starke Größenzunahme, auch wohl Rhizoidbildung aus dem Körper von 32 Zellen beschrieben wird.





E. Tobler. Lith. Anst. C. [illegible]

flachung ist bei meinen Fällen und den anderen ähnlicher Art, außer *Corallina*, nichts wahrzunehmen, für diese Formen aber fehlte bislang, wie Oltmanns selbst hervorhebt, die Kenntnis der Weiterentwicklung. Diese ist nun darin gefunden, daß aus dem Zellhaufen von annähernd kugeliger Gestalt nicht nur Rhizoidbildung (wie sie Thuret schon für *Polyides* zeichnete) sondern auch Sproßbildung erfolgt.

Für *Dumontia*, deren Keimung in ähnlicher Art Oltmanns selbst verfolgte, hält er einen Zusammenhang der „Kugel" mit der später ausgeprägten Thallussohle nicht für ausgeschlossen. So denke ich auch bezüglich der Polysiphonien; für *Plocamium* und *Gigartina* ist mir die Sohlenbildung nicht ausgesprochen genug am erwachsenen Thallus. Am einfachsten stellt man sich wohl vor, daß wie bei *Halopteris* der Zellhaufen später unkenntlich wird.

Figurenerklärung.

Fig. 1—4: *Griffithsia opuntioides* 33 mal.
Fig. 5—6: Dasselbe Objekt in Dunkelkultur (22 Tage) 150 mal.
Fig. 7—11: *Plocamium coccineum* 450 mal (bis 4 Wochen).
Fig. 12—14: *Gigartina Tedii* 450 mal.
Fig. 15—19: *Polysiphonia urceolata* 190 mal. (17 ist 5 Tage alt, 19 ist 10 Tage.)
Fig. 20: Dasselbe Objekt in Dunkelkultur (10 Tage) 190 mal.
Fig. 21—23: *Polysiphonia variegata* 190 mal (3 Wochen).

Die Atmung der Pflanzen.

Beiträge nach eigenen Versuchen im pflanzenphysiologischen Institute der Wiener Universität.

Von

Dr. Joh. Hruby,

Wien, k. k. Gymnasiallehrer.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Es gibt im gesamten Gebiete der Pflanzenphysiologie wohl kaum ein gleiches Beispiel, daß zwei Prozesse, die anscheinend einander direkt entgegengesetzt sind, doch die weitgehendsten Beziehungen zu einander aufweisen; demzufolge werden wir nicht überrascht sein, wenn in wissenschaftlichen Werken und Aufsätzen fast stets bei Besprechung des einen Prozesses Analogien bei dem anderen sich auffinden lassen. Diese beiden so merkwürdigen Prozesse sind Atmung und Kohlensäureassimilation, und einige interessante Ergebnisse, die Herr Prof. Molisch bei Versuchen über CO_2-Assimilation mit Zuhilfenahme der Leuchtbakterienmethode erzielte und die er in einem kleinen Aufsatze [1]) niederlegte, gaben die Veranlassung zu vorliegender Arbeit. Er wollte beweisen, daß die CO_2-Assimilation auch außerhalb der Pflanze bei Gegenwart von Chlorophyll stattfindet, und verwendete hierzu die aus Blättern durch Verreiben mit Wasser oder durch Pressen gewonnenen, am Filterpapier aufgefangenen Reste und das Filtrat. Wirklich ließ sich O-Ausscheidung in allen Fällen konstatieren, in denen das grüne Filtrat des Blattgereibsels oder des Preßsaftes Plasmateile und Chlorophyllkörper enthielt, sonst nicht. Es war damit erwiesen, daß die Kohlensäureassimilation unabhängig von der lebenden Zelle vor sich gehen kann. Von Bedeutung ist nun die von Molisch gemachte Wahrnehmung, daß auch die bei niederen Temperaturgraden getrockneten Blätter gewisser Pflanzen, z. B. *Lamium*, mit Wasser verrieben und filtriert, eine wenn auch schwächere O-Ausscheidung

[1]) Molisch, Über Kohlensäureassimilationsversuche mittelst der Leuchtbakterienmethode. (Bot. Zeit. 1904. Heft I.)

als das Filtrat frischer, nach ihm lebender Blätter wahrnehmen lassen (postmortale CO_2-Assimilation), und erklärt sich das Ausbleiben derselben in den übrigen Fällen durch andere, nebenher verlaufende Vorgänge, welche die Reaktion verhindern. Aus dem nach einiger Zeit eintretenden Verluste der Fähigkeit, O zu entbinden, schließt er auf einen sehr empfindlichen Körper, vielleicht ein Ferment, das die CO_2-Assimilation auch außerhalb der Zelle vermittelt. Analoge Vorgänge hatte man auch bei der Atmung beobachtet, und kreuzten sich die Ansichten der Physiologen vorzüglich in der Frage nach dem Vorhandensein einer postmortalen Atmung. Man glaubte vielfach die Sache mit der Annahme abzutun, daß durch das Trocknen das Blatt getötet würde, Verbrauch an O in diesen Fällen der gewöhnlichen Oxydation zuzuschreiben sei (Pfeffer, Jost u. a.). Es ist begreiflich, daß damit nichts gewonnen ist, umso mehr, als in zahlreichen Versuchen mit getrockneten Blättern unbedingt sich eine Kohlensäureabgabe nachweisen läßt, und es handelte sich nun darum, eine Erklärung hierfür zu erbringen. Mein hochverdienter Lehrer, Herr Hofrat D. Jul. Wiesner, schon lange mit der Sache beschäftigt, aber zufolge der durch seine Vielseitigkeit auf dem Gesamtgebiete der Botanik veranlaßten Überladung mit Arbeit an der Ausführung der zahlreichen, zeitraubenden Versuche verhindert, beehrte mich mit dieser Arbeit und stand mir in seiner gewohnten Liebenswürdigkeit mit Rat und Tat zur Seite, wofür ich mir hier den geziemenden Dank auszusprechen gestatte. Von meinem Plane, die Literatur über das gewählte Kapitel möglichst zu erschöpfen, ging ich deshalb ab, da dies in den größeren Werken bereits getan wurde. Überdies bediene ich mich zum Beweise meiner Resultate und Anschauungen der Worte berühmter Meister, was entschieden wirksamer ist als die sonst geübte bloße Umschreibung mit eigenen Worten.

Um einen Plan in die vorliegende Arbeit zu bringen, sei es mir gestattet, vorerst die Versuche vorzuführen, und anknüpfend an dieselben mich über das gewählte Thema zu verbreiten.

1. Kapitel. **Versuche.**

Die Versuche wurden im Dunkeln mit Blättern angestellt. Die annähernd gleich beschaffenen Blätter einer Pflanzenart wurden in 3 Partien zu je 8 g geteilt und die eine (A) sofort in eine Absorptionsröhre gefüllt und über Kalilauge aufgestellt, während die zweite (B) zunächst an der Sonne völlig lufttrocken gemacht und hierauf auf das ursprüngliche Gewicht mit Leitungswasser angefeuchtet gleichfalls eingefüllt und aufgestellt wurde; dieselbe Prozedur machte schließlich auch die dritte Partie (C) durch, nachdem sie vorher auf 120 °C erhitzt worden war. Die Absorptionsröhren waren von gleichem Rauminhalt; indem die ausgeschiedene Kohlensäure von KOH aufgenommen wurde, stieg die Lauge entsprechend der Kohlensäureabgabe der Blätter empor. Da sich dabei einige Unbequemlichkeiten in der Messung der Steighöhen ergaben, stellte ich in der Folgezeit die Röhren zuerst über Quecksilber auf und

beobachtete, hob nach 12 Stunden dieselben in die über dem Quecksilber stehende Lauge, welche alsbald aufstieg. Nachdem die Steigung einen stationären Zustand eingenommen hatte, wurde die Marke angebracht und dann weiter beobachtet; gleichzeitig wurde auch die Temperatur abgelesen. Da die Pflanzen angefeuchtet in das Gefäß kamen, so befanden sie sich fortwährend im dunstgesättigten Raume und bewahrten ihren Turgor auch während der relativ langen Beobachtungszeit fast unverändert. Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, daß jeder Versuch mehrmals (zumeist 3 mal) wiederholt wurde.

Im Anschlusse daran führte ich die bezeichneten Versuche (A, B und C) auch mit Ätherisierung (entsprechend D, E und F) durch; zu diesem Zwecke verwendete ich 2 l fassende Glaszylinder, welche durch geschliffene Glasscheiben unter Zuhilfenahme von Fett gut abgesperrt wurden. In diese Zylinder kamen die Blätter und auf Urschälchen oder mit einem aufgehängten Wattepfropf die bestimmte Äthermenge (0,4—7 g); der Einwirkung des Narkotikums wurden die Blätter 12 h hindurch ausgesetzt. In Fällen, wo sich die Menge des Äthers als zu groß oder zu klein erwies, wurden Abänderungen getroffen und Versuche mit verschiedener Menge desselben gemacht. Von den zahlreichen Versuchen seien hier folgende angeführt:

1. *Lamium purpureum* (ohne Blattstiele, ausgewachsene Blätter).

	nach 12 h	Zuwachs	nach 24 h					
A	11,7	5,9	17,6	D	4,4	(1,1)	5,5	ccm³ Lauge
B	11,3	3,5	14,8	E	2,0	(0,6)	2,6	auf-
C	9,4	2,9	12,3	F	1,8	(0,3)	2,1	gestiegen

Temperatur: 22—24 ° C (im Schatten).

Diese Versuche ließen sich leicht durchführen, da die Blätter der Taubnessel gegen Fäulnis mehr widerstandsfähig sind als die des Spinats, welche zufolge ihrer fleischigen Konsistenz minder tauglich, zufolge ihrer großen Atemenergie jedoch besonders instruktiv sich bewährten. Wenn ich mich bei dieser Pflanze wie oben nur auf Anführung des einen Versuches beschränke, so geschieht dies deshalb, da die Abweichungen gering waren und ihre Ursache in der Verschiedenheit der Blätter (Größe, Zahl, Alter) hatten; junge Blätter atmen bekanntlich energischer als ältere.

2. *Spinacea oleracea* (ohne Blattstiele).

	nach 12 h	Zuwachs	nach 24 h					
A	23,7	1,1	24,8	D	19,2	(0,8)	20,0	ccm³ Lauge
B	14,0	0,6	14,7	E	12,8	(0,4)	13,2	auf-
C	12,1	0,5	12,6	F	12,6	(0,2)	12,8	gestiegen.

Temperatur: 24 ° C (im Schatten).

3. *Eupatorium Adenophorum* (ohne Blattstiele).

a) Versuch im Sommer 1905 (Temp.: 22—24 ° C im Schatten).

A	12,3	5,8	18,1	D	11,2	(3,7)	14,8	ccm³
B	10,3	4,1	14,4	E	8,8	(2,0)	10,8	
C	5,8	2,6	8,4	F	6,5	(1,1)	7,6	

b) Versuch im Herbst 1905 (Temp.: 14—18° C im Schatten).

A	12,0	4,8	16,8	D	9,9	(2,5)	12,4 ccm³
B	9,6	3,6	13,2	E	4,7	(1,9)	6,6
C	4,8	2,1	6,9	F	1,6	(0,7)	2,3

Nach diesen beiden (mehrfach durchgeführten) in der bezeichneten Weise angestellten Versuchen änderte ich die als C bezeichneten derart ab, daß ich die bei 120° getrockneten Blätter in die sterilisierte Röhre brachte und hierauf die Blätter mit Wasserdampf auf ihr ursprüngliches Gewicht anfeuchtete; die Röhre wurde vorher und nach Abkühlung gewogen und so das Gewicht bestimmt. Erst nach Abkühluug wurde die Röhre aufgestellt und es stieg nach 24 h in zwei Fällen die Kalilauge um 4,9 ccm³, in einem um 4,8 ccm³ empor:

C . . . . nach 24 h 4,8 bis 4,9 ccm³.

Ferner verfuhr ich in gleicher Weise mit Blättern, die bei 360° getrocknet wurden; nach 12 h war die Kalilauge um 0,7 ccm³, nach 36 h um 2,3 ccm³ gestiegen, was in mehreren Fällen sich wiederholte. Dagegen blieb bei veraschten Blättern dieser Effekt gänzlich aus: die Kalilauge stieg nicht auf.

Noch eine Reihe von weichblättrigen Pflanzen, wie *Lolium, Philadelphus, Papaver, Taraxacum* u. a. wurden untersucht und schließen sich hinsichtlich der Resultate enge an die beiden ersten Versuche an. *Phaseolus*blätter bereiten durch verschiedenen Charakter zahlreiche Schwierigkeiten; auch hier zeigten die jüngeren, zarten Blätter lebhaftere Atmung als die derberen älteren.

- Wie wichtig es ist, zu jedem Versuche stets frische Blätter bereit zu halten, ersah ich an dem ledrigen Laube des Lorbeerbaumes.

4. *Laurus nobilis.*

a) frisch gepflückt:

A	14,2	3,5	17,7	D	6,2	(2,3)	8,8 ccm³
B	9,5	2,8	12,3	E	2,4	(0,9)	3,3
C	5,2	1,1	6,3	F	1,2	(0,8)	2,0

b) die Blätter lagen 14 Tage im Kalthause:

A	13,9	1,1	15,0
B	9,9	0,9	18,8
C	2,4	0,2	2,6

c) eine Woche später:

A	10,6	1,8	11,4
B	8,0	1,5	9,5
C	2,0	0,3	2,3

Eine sehr weitgehende Ähnlichkeit hiermit zeigten in der Folgezeit Versuche mit den ledrigen Blättern anderer Pflanzen: *Buxus, Hedera* u. ä.

Wenn wir unbefangen die Resultate dieser Versuche betrachten, so müssen wir eine Abnahme der Menge aufsteigender Kalilauge mit dem Grade der Austrocknungstemperatur, eine Steigerung derselben bei den frisch eingefüllten Blättern mit erhöhter Temperatur

und im Aufsteigen derselben selbst bei Blättern, die unter 360° getrocknet wurden, konstatieren. Der Einblick in die Vorgänge, welche sich in den einzelnen Versuchen abspielen, wird uns aber erst im Laufe der nachfolgenden Betrachtung des Atmungsprozesses klar werden.

2. Kapitel. **Atmung.**

Der Begriff Atmung kann allgemein gleich gesetzt werden der Gewinnung der dem Organismus nötigen Betriebsenergie; es bleibt sich dabei ganz gleich, wie und woraus diese Energie gewonnen wird. Zunächst versteht man unter Atmung jenen Prozeß, bei welchem der Sauerstoff zur Oxydation organischer Körper in der Pflanze aufgenommen (veratmet) und Kohlensäure abgegeben (ausgeatmet) wird, also den entgegengesetzten Vorgang der Kohlensäureassimilation. Der zur Oxydation notwendige Sauerstoff wird, und das ist normalerweise der Fall, aus der umgebenden Luft genommen, oder es wird der an organische Verbindungen in der Zelle gebundene Sauerstoff zur Kohlensäurebildung aufgebraucht. Man unterscheidet darnach die äußere oder gewöhnliche und die innere oder intramoleculare Atmung; erstere wird auch Sauerstoffatmung (aërobe A.), letztere zufolge der sich bei dem Prozesse abspielenden Spaltungsvorgänge Spaltungsatmung (anaërobe A.) genannt. Intramolecular, sagt man, atmet die Pflanze, sobald ihr der O der Luft entzogen wird; meist steht diese Atmung an Energie der normalen Atmung weit nach und nimmt mit dem allmählichen Schwinden des nötigen Atmungsmaterials in der Zelle stetig ab, womit auch die Pflanze abstirbt.

Eine Unterscheidung der normalen Atmung von der intramolekularen glaubt unter anderen Pfeffer[1]) damit herbeizuführen, daß er die Produkte, welche in beiden Fällen entstehen, miteinander vergleicht, gibt jedoch zu, daß beide von denselben primären Ursachen abhängen, welche offenbar in der Lebenstätigkeit des Protoplasma liegen. Beide haben das gleiche Endziel, die Erhaltung des Lebens, erstere bei normalen Bedingungen, letztere bei mangelhafter oder fehlender Sauerstoffzufuhr. Es wäre sicher nicht schwer, den engen Zusammenhang beider sich klar zu machen, wenn man die einzelnen Phasen beider Prozesse näher kennen würde. Nachweisbar[2]) findet sich innerhalb der Zelle wohl kaum freier Sauerstoff selbst in sehr geringer Menge vor, und man ist zu der Annahme berechtigt, daß der neutrale Sauerstoff durch die im Protoplasma entwickelten Sauerstoffaffinitäten in den Stoffwechsel ohne vorhergehende Aktivierung einbezogen wird. Auf Grund der mit Hinblick auf die nur geahnte weitgehende Verkettung der einzelnen Lebensprozesse freilich nicht völlig beweiskräftigen Tatsache keineswegs gegen alle Körper des Plasmas gerichteten Oxydationswirkung[2]) müssen wir in der Pflanzenzelle bestimmte Körper

[1]) Pfeffer, Über intramolekulare Atmung.

[2]) Pfeffer, Über Oxydationsvorgänge in der lebenden Zelle. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. VII. 1889. Heft 2.)

als fortwährend die Atmung besorgende Faktoren annehmen. Diese „autoxydabeln" Substanzen können nun entsprechend der Pflanzenart oder dem Organe sehr verschiedener Natur sein, da dem Plasma verschiedener Pflanzen und -teile auch eine verschiedene Konstitution zukommt; sicherlich sind dieselben Stoffe in der einen Pflanze leichter, in der anderen schwerer oxydierbar, stets müssen wir aber die nicht in den Atmungsprozeß hineingerissenen anderen oxydablen Verbindungen hierbei außer Acht lassen, die durch besondere Einrichtungen des Plasmas vor der Wirkung des freien Sauerstoffs geschützt werden. Es sind nun zwei Fälle möglich: Entweder sind die autoxydablen Verbindungen oder Stoffe stets in solcher Menge vorrätig, daß sie die Atmung in ausreichendem Maße bestreiten können oder sie vermitteln die Veratmung von unter sonstigen Bedingungen schwer oxydabeln Verbindungen. Beides dürfte in der Zelle realisiert sein und zwar entweder getrennt oder gleichzeitig auftretend, je nachdem es der spezifischen Beschaffenheit entspricht. Ersteres wird verständlich, wenn wir wie z. B. bei den Succulenten sehen, daß trotz des Überschusses von Sauerstoff organische Säuren, also noch weitere oxydable Körper entstehen; auch ohne Zertrümmerung von Kohlenstoffverbindungen und anderen organischen Gebilden ist Oxydation möglich, indem von der Zelle fortwährend oxydable Körper erzeugt werden, die der Atmung anheimfallen. Bezüglich der „bradoxydabeln" Substanzen ist man wohl berechtigt anzunehmen, daß sie den verschiedensten Kategorien angehören können; trotzdem läßt sich nachweisen, daß auch von diesen nur ganz bestimmte jeweilig im Atmungsprozesse zerstört werden, was sich gleichfalls nach der Natur des Plasmas richtet. Damit sind wir aber genötigt, den autoxydabeln Substanzen, welche den Spaltungsprozeß einleiten, einen spezifischen Charakter beizulegen; es ist dies um so mehr berechtigt, als wir offenbar nicht im Sauerstoff die primäre Ursache der Atmung zu suchen haben, sondern in den vom lebenden Plasma gebotenen Dispositionen.[1]) Die Natur der autoxydabeln Substanzen ist vielfach gedeutet worden. In einfacher und vorzüglicher Weise spricht sich Wiesner[2]) in dieser Hinsicht aus: „Entweder werden durch die Einwirkung von Fermenten die zu veratmenden Substanzen in einen Zustand versetzt, in welchem sie leichter oxydierbar sind, oder es werden durch den Chemismus des lebenden Protoplasma fortwährend Substanzen erzeugt, die den Sauerstoff begierig an sich ziehen". Auch hier wird es sich beweisen lassen, daß beide Fälle innerhalb der Zelle getrennt oder vereint stattfinden können. Auf Grund der bisher erzielten Resultate ist anzunehmen, daß in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle die Atmung durch Vermittelung von Enzymen, welche das Protoplasma erzeugt, erfolgt. Immer mehr dringt die Ansicht durch, daß man es hier, ähnlich wie bei den übrigen Lebensprozessen des Organismus, mit katalytisch wirkenden Elementen, mit Enzymen zu tun habe, die man Oxydasen nannte, und welche den Sauerstoff der autoxy-

---

[1]) Pfeffer, Lehrbuch der Physiologie, I. 7. Atmung.

[2]) Wiesner, Elemente der wissensch. Bot. I, S. 247. Wien 1898.

dabeln Substanzen an die „bradoxydabeln“ übertragen; die Autoxydation erfolgt unter Vermittelung des Plasma (Pfeffer). Die Enzyme, die Träger der chemischen Umsetzung in der Zelle, sind Katalysatoren kolloidaler Beschaffenheit und ändern als solche das Tempo der Reaktion, verschieben jedoch niemals den endlichen Gleichgewichtszustand, wirken schon in sehr kleinen Mengen in sehr energischer Weise und erscheinen niemals in den Endprodukten der Reaktion. Daß man Fermenten noch bestimmte Eigenschaften zuschreibt, wie Zerstörbarkeit durch Hitze und dergleichen, welche den übrigen Katalysatoren an sich nicht zukommen brauchen, erklärt sich zum Teil aus der kolloidalen Natur derselben und steht im Zusammenhange mit den Leistungen, welche sie durchzuführen haben. Wichtig ist die Erscheinung, daß Enzymlösungen durch starke Beleuchtung rasch zerstört werden, was im Vakuum nicht der Fall ist; es dürfte sich dabei also um Oxydationsvorgänge handeln.[1]) Dies ist für die Natur der Oxydasen von größter Bedeutung, da wir so den sichersten Beleg für ihre Wirksamkeit gewinnen. Bei den Fermentwirkungen handelt es sich um Kontaktwirkungen; die fermentativen Stoffe finden sich wahrscheinlich in ungemein feiner Verteilung zwischen den Molekeln der anderen Verbindungen der Zelle und übertragen sofort den aufgenommenen O auf die letzteren, weshalb dieser nirgends frei in der Zelle vorkommt. Sowie nun für die anorganischen Verbindungen oxydierend-katalytischer Natur vielfache Förderung durch Schwermetallsalze beobachtet wurde, so dürfte auch die Wirkung der Oxydasen durch solche Verbindungen oder ähnliche Stoffe, welche den O der Luft an sich reißen, befördert werden, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß dem für die Pflanzenwelt so wichtigen Eisen dabei eine wichtige Rolle zufällt.[2]) Doch können die Enzyme ebenso durch bestimmte Stoffe, katalytisch wirkende Säuren, durch Anwesenheit bestimmter Verbindungen geschützt, ja ihre Wirkung durch sogenannte Autoxydasen herabgesetzt bis vernichtet werden. Wird ein Vorgang beschleunigt, so muß das im selben Sinne auch bei dem ihm entgegengesetzten geschehen, sodaß ein Gleichgewichtszustand eintritt, die Reaktion also nicht zu Ende geht.[3]) Dies ist wichtig für jene Fälle, wo die Atmungsbedingungen nicht dieselben bleiben; denn während gewöhnlich nur so viel O verbraucht wird, als von der oxydabeln Substanz benötigt wird und zufolge der Einrichtungen aufgenommen werden kann, muß bei reichlicher Zufuhr von O die Wirksamkeit der Oxydasen herabgesetzt, bei mangelhafter Zufuhr jedoch erhöht werden. Wie bekannt, steigert sich die Wirksamkeit der Oxydasen mit Erhöhung der Temperatur bis zu einem Optimum, auf das ein verhältnismäßig rasches Fallen derselben folgt; auch

---

[1]) Czapek, Biochemie der Pflanze. Jena 1905. 2. Kap.: Osswald. Z. Ph. S. 17438 und 34510.

[2]) Wiesner, Entstehung des Chlorophylls. Wien 1877. S. 23 u. f.; Molisch. Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Jena 1892; Erico Pantanelli. Abhäng. der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. Heft 2.)

[3]) Ostwald, l. c.

in diesen Fällen sind Einrichtungen in der Zelle getroffen, welche den Vorgang in passender Weise regeln.[1]) Da nun die Wirkung der Enzyme durch die Reaktion des Mediums, sowie durch Beigabe von Stoffen beschleunigt oder verlangsamt wird, so vermag die Pflanze auch mit solchen Hilfsmitteln die Aktion der Fermente zu regulieren.[2]) Es ist bisher kein Versuch gemacht worden, die verschiedenen Einrichtungen zur Regulation der Atmung zusammenfassend zu untersuchen und zu behandeln, obgleich solche tatsächlich bestehen und allgemein angenommen werden.

3. Kapitel. **Innere Atmung.**

In erster Richtung haben wir die Atmung im Zusammenhange mit dem zur Verfügung stehenden O zu betrachten. Pfeffer[3]) hat gefunden, daß sich bis zum Verhältnis Luft $^1/_5$ und Wasserstoff $^4/_5$ kein merklicher Unterschied gegenüber der Atmung in gewöhnlicher Umgebung zeigte, daß aber die Kohlensäureproduktion erheblich sank, als das im Gasometer hergestellte Gasgemisch aus $^{19}/_{20}$ H und $^1/_{20}$ Luft bestand. Wenn wir nun sehen, daß auch bei Luftabschluß die Pflanze eine zeitlang noch Kohlensäure produziert, so muß sich jetzt ein anderer Prozeß in der Zelle abspielen, bei dem gleichfalls Oxydation eintritt. Auch nach Entziehung des O bestehen die O-Affinitäten fort,[3]) die Enzyme, des neutralen O beraubt, entziehen den Sauerstoff den O-reichen organischen Verbindungen und übertragen ihn an die zu veratmenden Körper, ein Vorgang, der so wie die gewöhnliche Atmung zur Erhaltung des Lebens beiträgt. Der Unterschied zwischen normaler und intramolecularer Atmung beruht also darin, daß mit Entziehung des freien O verwickelte Spaltungsprozesse ganz anderer Natur eintreten als bei Vorhandensein desselben, und daß erstere so lange währt, als das lebende Plasma genügend freien O vorfindet, letztere aber nur bis zu dem Punkte, als die den O liefernden Verbindungen in genügender Menge vorrätig sind; sobald es also in der Zelle an der bestimmten Menge von O mangelt, was durch Zertrümmerung der O-führenden Verbindungen allmählich eintreten muß, hört auch jede Atmung und das Leben überhaupt auf. Daß die Spaltungsatmung wirklich ein Lebensprozeß ist, ist klar, da bei Zufuhr des nötigen O nach einer nicht zu langen O-Entziehung die Pflanze wieder normal atmet. Leicht verständlich wird uns der Übergang von normaler zu innerer Atmung in den in der Natur sich häufig abspielenden Fällen, wo der O-Gehalt der Luft sich ändert und damit auch die Atmungsenergie der Pflanze, wo sicher auch kleine Änderungen bestimmend auf den Organismus wirken werden; entziehen wir jedoch auf einmal der Pflanze den Sauerstoff, so sehen wir graduell die Spaltungsatmung (I) einsetzen, in wenigen Fällen mit derselben Energie (z. B. bei *Vicia Faba*, *Ricinus comm*, $\frac{I}{N} = 1$)[3]), zumeist aber mit, wie voraussichtlich, bedeutend niederer Energie, die in extremen

[1]) Ostwald, l. c.
[2]) Czapek, l. c.
[3]) Pfeffer. Intram. Atmung.

Fällen *(Penicillium gl.)*[1]) nahezu auszubleiben scheint (es dürften sich jedoch hierbei andere Prozesse abspielen, die den Atmungsprozeß verdecken; *Penicillium* stirbt nach raschem O-Entzug nicht sofort ab, sondern bleibt noch lange erhalten, was bei Ausbleiben der Atmung nicht der Fall sein könnte). Pfeffer[1]) selbst bezeichnet die Atmung durch Spaltung nicht als einen Absterbeprozeß, sondern als Komplex von Prozessen, welche sich unter Bewahrung der vollen Lebensenergie (wenigstens anfangs) in der lebenden Zelle sofort einstellen, sobald der zur normalen Atmung nötige O mangelt. Diese volle Lebensenergie, schreibt er,[2]) wird freilich nur beschränkte Zeit bewahrt, weil die intramoleculare Atmung zur Erhaltung der vollen Lebensenergie nicht ausreicht, und deshalb bei verlängertem O-Entzug endlich gänzliches Absterben erfolgt; es erfolgt daher im allgemeinen ein ganz allmählicher Rückgang der normalen Atmung und Zunahme der intramolekularen Atmung. Wenn nun die Spaltungsatmung sofort nach O-Entzug gleich einsetzt, so hat dies seinen Grund darin, daß die autoxydabeln Stoffe oder die Enzyme mangels freien O die O-reichen Verbindungen der Zelle angreifen, die bis dahin vor der Wirkung der Oxydabeln, sei es bloß durch das Vorhandensein freien O in ausreichender Menge, oder durch Autoyxdasen beschützt wurden. In einzelnen Fällen geht die Anpassung an Mangel freien O so weit, daß die Organismen auch in reichlichem O nicht mehr zur normalen Atmung gebracht werden (obligate Anaëroben), und daran reihen sich die Fälle von fakultativen Anaëroben, zu denen im gewissen Grade alle übrigen Pflanzen gehören.[3]) Überhaupt ist auch bei den obligaten Aëroben die Sauerstoffmenge des Atemmediums eine ganz bestimmte (Landpflanzen, Wasserpflanzen, Wurzeln), den natürlichen Verhältnissen entsprechende, und eine überreiche Zufuhr von O führt ebenso wie zu weite Entziehung zum Tode des Individuums. Die Größe der Atmung hängt ab, gleiche äußere Bedingungen vorausgesetzt, von der Art der Pflanze und ihrem Entwicklungszustand;[1]) ebenso ist auch das Verhältnis von innerer und äußerer Atmung nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern selbst in verschiedenen Wachstumsstadien derselben Pflanze, sowie für verschiedene Temperaturen nicht gleichbleibend.

Während bei den obligaten Anaëroben die Spaltungsatmung die normale ist, stellt dieselbe bei den Aëroben meist einen pathologischen Zustand dar; da die Atmung zu den ersten Grundbedingungen des Lebens gehört,[1]) wird die Pflanze wohl solche Vorkehrungen treffen, daß bei mangelnder O-Zufuhr ihr Leben bis zu einer gewissen Grenze gesichert wird, und wenn man ihr längere Zeit hindurch die nötige O-Menge entzieht, so tritt nach Herstellung der ursprünglichen Zustände die normale Atmung nicht sofort mit der ursprünglichen Energie auf, sondern die Pflanze erholt sich erst allmählich, manchmal nach längerer Zeit aus ihrem krypto-

[1]) Pfeffer. Über intramoleculare Atmung.
[2]) Pfeffer, Intr. A. S. 638.
[3]) Wiesner, El. d. wiss. Bot. I, S. 248, Anmerk. 1.

biotischen Leben. Aus der Tatsache, daß die Kohlensäurebildung nach Entziehung des O eine Zeitlang konstant bleibt und erst hernach ein allmählicher Rückgang erfolgt, sowie aus dem entgegengesetzt verlaufenden Vorgange bei Rückkehr der normalen Atmung muß man die innere Atmung als Funktion des lebenden Organismus ansehen.[1]) Die Größe der inneren Atmung hängt ab von den zur Atmung verwendeten Stoffen, von deren Reichtum in der Zelle und dem Vorhandensein der sie zerstörenden Fermenten; danach werden sich verschieden hohe Grade der Fähigkeit intramolekularer Atmung ergeben. Wo diese durch die autoxydabeln Stoffe allein bestritten wird, müssen letztere fortwährend regeneriert werden, und diese entreißen den O sauerstoffreichen, organischen Substanzen, die vordem gegen Zerstörung geschützt waren. In diesem Falle wird sowohl durch die Quantität der fermentartig wirkenden Autoxydabeln. als auch durch die jeweilige Menge des O-reichen Materials die Atmungsgröße bestimmt. Viel verbreiteter ist sicherlich die Art innerer Atmung, bei der durch Oxydasen die Verbrennung vermittelt wird, welche in ihrer Wirkung durch zahlreiche andere, mit der abnormalen Lebenslage hervorgerufenen Prozesse unterstützt wird; es kommt eben dabei zu weitgehenden Umlagerungen, was auch in den Endprodukten dieser Atmung gekennzeichnet ist. Ist nun genügend Atemmaterial vorhanden, das durch reichlich produzierte Fermente schnell verarbeitet werden kann, so kann die intramolekulare Atmung der normalen an Größe gleichkommen; aus der Art des Atmungsmaterials läßt sich auch ein begründeter Schluß auf die tätigen Enzyme ziehen *(Vicia, Ricinus)*.[2]) In anderen Fällen trifft beides in verschieden hohem Grade zu, und demgemäß fällt auch die Größe der Atmung aus; ebenso hängt dieselbe von der Größe der zur Atmung noch hinreichenden Sauerstoffmenge (Minimum von O bei intramolekularer Atmung) ab, die ja für verschiedene Pflanzen verschieden ist. So trägt die intramolekulare Atmung zur Erhaltung des Lebens im O-freien Raume bei, wenn auch unter diesen Bedingungen die Gesamtheit der zur vollen Lebensenergie nötigen Funktionen nicht vollzogen wird, und schon deshalb die Fortdauer des Lebens eine begrenzte sein muß.[3])

Die intramolekulare Atmung repräsentiert demnach eine Anpassung der Pflanzen an ungünstige Atmungsbedingungen. Normale Atmung, d. i. Atmung bei hinreichender Menge freien Sauerstoffs. und intramolekulare Atmung, d. i. Atmung beim Minimum desselben und von da abwärts, sind die Abschnitte einer für die Pflanze kontinuierlich sich ändernden Reihe von Atmungsgrößen, sobald sich die Luft inbezug auf ihren O-Gehalt ändert. Am besten dürfte nachstehendes Bild das Verhältnis beider wiedergeben. Die eine wird durch die andere substituiert; die innere beginnt, sobald die

[1]) Pfeffer. Intr. At. Vergleiche hierzu auch Kap. 5 dieser Arbeit und Molisch, Über Kohlens.-Ass.

[2]) Besondere Formen der Atmung sind: Vinculationsatm. und Insolationsatm. (Detmer, Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Breslau 1883; 3. Kap. Hier auch Literatur.)

[3]) Pfeffer, Intr. At.

äußere nicht mehr zureichend ist, und setzt mit voller Kraft bei jeglichem Mangel freien O ein, um mit dem Minimum an gebundenem O (oder an Atemmateriale) zu enden. Die äußere Atmung hat zwei Minima, eines bei zu geringem Prozentgehalt an O in Luft, ein zweites beim Maximum des Prozentgehaltes von O in Luft (für die Pflanze). Der Verlauf der Kurve (ihre Länge und ihre Abstände von der Basis Luft) ist in den einzelnen Fällen wohl stets verschieden und muß empirisch gefunden werden. Ebenso verschieden lang sind die beiden Kurvenabschnitte und die Strecke ihres gemeinsamen Laufes.

Viel schwerer als das Optimum des Prozentgehaltes von O in der Luft ist das der Temperatur für die Pflanze zu ermitteln, da die hierbei betroffenen organischen Verbindungen, in erster Linie die oxydierenden Enzyme, chemisch noch viel zu wenig bekannt

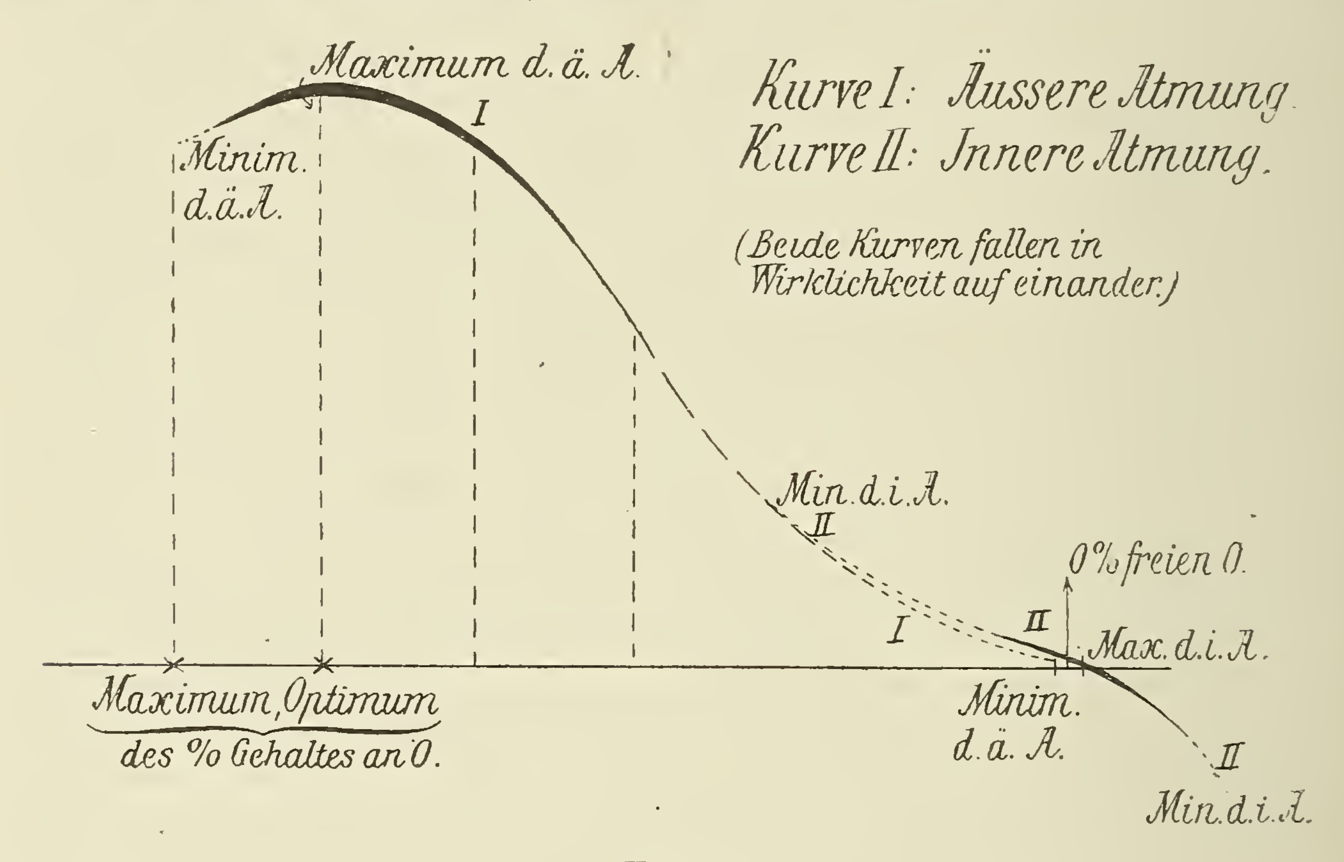


Fig. 1.

sind. Wie in anderen Fällen wird die Pflanze auch solche Einrichtungen getroffen haben, welche diese kolloidalen Substanzen vor ungünstigen Temperatureinflüssen bis zu einem gewissen Grade schützen, und dies um so eher bei einem für sie so hochwichtigen Prozesse, wie es die Atmung ist. Während das Wachstum bei Überschreitung seines Temperaturoptimums abnimmt, kann die Atmung bei der gleichen Temperatur noch immer zunehmen und richtet sich zunächst ganz und gar nicht nach dem Wachstum: ihr Optimum liegt sicherlich viel höher, ihre Grenzen sind wahrscheinlich die weitesten aller Lebensprozesse der Pflanze, was aus der hohen Bedeutung derselben für den Organismus resultiert. Stellen wir nun Vergleiche in bezug auf Widerstandsfähigkeit gegen Temperaturschwankungen zwischen den Hauptfaktoren dieser Prozesse an, so sind wir berechtigt anzunehmen, daß für die Oxydasen ein höheres Optimum und tieferes Minimum der Temperatur bestehen wird; ebenso wird das Gleiche für die enzymatisch

wirkenden organischen Autoxydabeln gelten. Wenn wir nun wissen, daß bei hinlänglich reichem Atemmateriale die Atmung an die Quantität und den Energiezustand dieser fermentativen Körper gebunden ist, so bezeichnet die Zerstörung letzterer bei Temperaturen um das Maximum ein Aufhören der Atmung, somit ein Aufhören des Lebens der Zelle überhaupt, den Tod der Pflanze. Mit dem Überschreiten des Temperaturmaximums hört die Pflanze zwar zu wachsen auf, die Pflanze lebt jedoch bis zum Abschluß der Atmung fort, der durch die verlorene Fähigkeit des Plasmas, weiter oxydable Substanzen und Fermente zu produzieren, herbeigeführt wird; da jedoch die Atmung als Betriebsstoffwechsel mit den übrigen Stoffwechselvorgängen der Zelle im engen Zusammenhange steht, die Oxydation der schwerer verbrennbaren Substanzen erst durch die Tätigkeit im Plasma ermöglicht und der Eingriff des freien O reguliert wird, zudem die Enzyme vom Protoplasma ausgebildet und nötigenfalls immer wieder regeneriert werden, so haben wir in dem Vorhandensein einer Atmung mit Kohlensäureabgabe den sichersten Anhaltspunkt für die Untersuchungen, wie lange mit gesteigerter Temperatur das Plasma lebensfähig bleibt. Dieses Thema ist bisher in der Pflanzenphysiologie wegen der zahlreichen Schwierigkeiten, die in der komplizierten chemischen und physikalischen Natur des Plasma liegen, noch nicht, wie es nötig wäre, in Angriff genommen worden. Mit dem Tode des Plasma hört auch die Atmung auf, indem jetzt auch die am meisten resistenten Plasmagebilde, die Oxydasen bezw. organischen Autoxydabeln zerstört sind.

4. Kapitel. **Postmortale Atmung.**

Selbst in der neuesten Literatur findet man noch vielfach die Atmung bei höheren Temperaturen (siehe Figur 2 u. 3) als postmortale Atmung bezeichnet, da man annimmt, daß z. B. schon lufttrockene Blätter völlig abgestorben sind (siehe 1. Kapitel. Versuche): Wenn wir jedoch eine bedeutende Kohlensäureabgabe selbst bei Blättern, die bei 120 ^{0} C getrocknet wurden, konstatieren müssen und das vorher über den Zusammenhang von Atmung und Temperatur mit der Lebensfähigkeit des Plasma Gesagte genügend berücksichtigen, so muß noch Leben, wenn auch nicht das vollkräftige des normalen Zustandes, den Blättern innewohnen, somit das Plasma noch nicht völlig zerstört sein. Daher überrascht es auch nicht, daß ich bei meinen Versuchen je nach der Höhe der Temperatur, der die Blätter ausgesetzt wurden, eine verschiedene Atmungsgröße erzielte, die gegen das Maximum der Temperatur hin beträchtlich abnimmt.

Im Versuche 3 (*Eupatorium*) übersieht man nicht nur die Änderung der Atmungsgröße mit dem Wechsel der Temperatur, sondern mit Rücksicht auf die verschiedene Art des Vorganges bei dem Versuche — die Blätter wurden bei einer Reihe von Teilversuchen doppelt solange Zeit der bezeichneten Temperatur ausgesetzt; auch ist es von großer Bedeutung, ob die Blätter plötzlich der höheren Temperatur ausgesetzt werden, oder ob die Umgebungstemperatur allmählich bis zur gewünschten Höhe gesteigert wird — auch die Änderungen bei gleichen Temperaturgraden.

Reinke hat sich in dieser Hinsicht in bestimmter Weise ausgesprochen, indem er die Atmung von der postmortalen Oxydation schied; treffend führt er aus, die letztere unterscheide sich von der intramolekularen Atmung sofort darin, daß sie mit Entziehung des O der Luft sofort aufhört, wie jede gewöhnliche Oxydation, während letztere fortdauert. Wenn wir uns fragen, wodurch die postmortale Atmung, also jene Oxydation, welche nach dem Eintritt des Todes des Plasmas stattfindet, bei der jedoch keine Kohlensäure produziert, sondern nur O der Luft entzogen wird, herbeigeführt wird, müssen wir wie bei der gewöhnlichen Oxydation nach jenen anorganischen

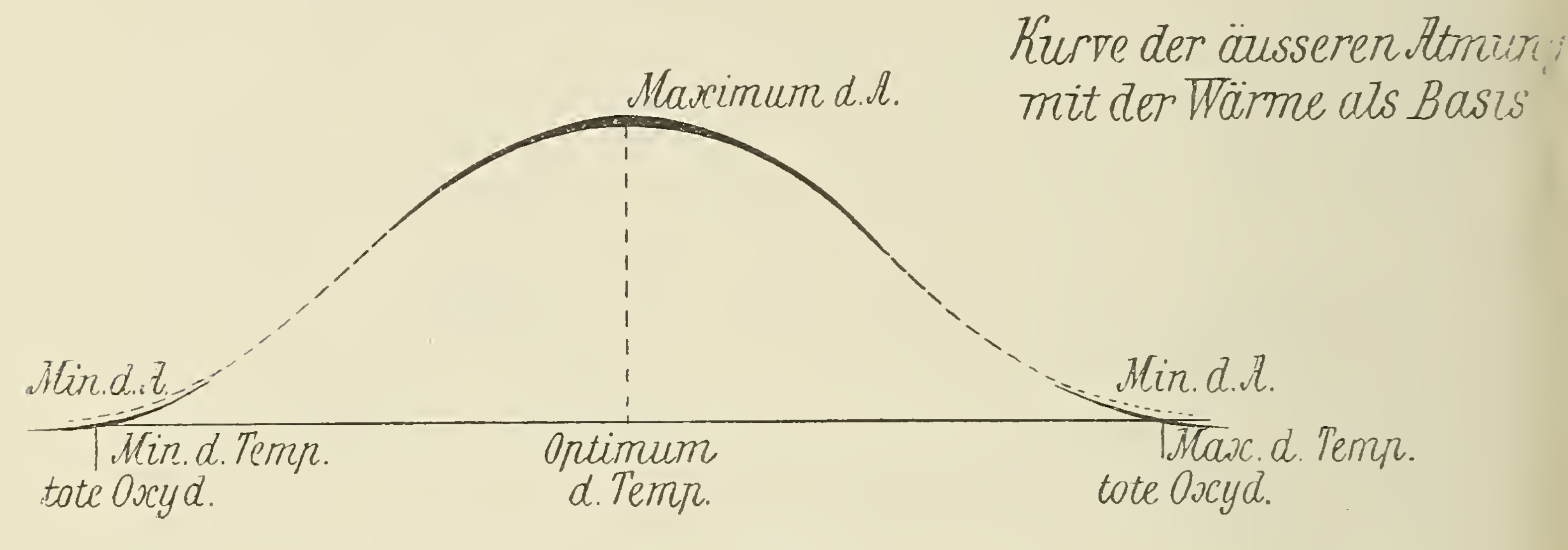


Fig. 2.

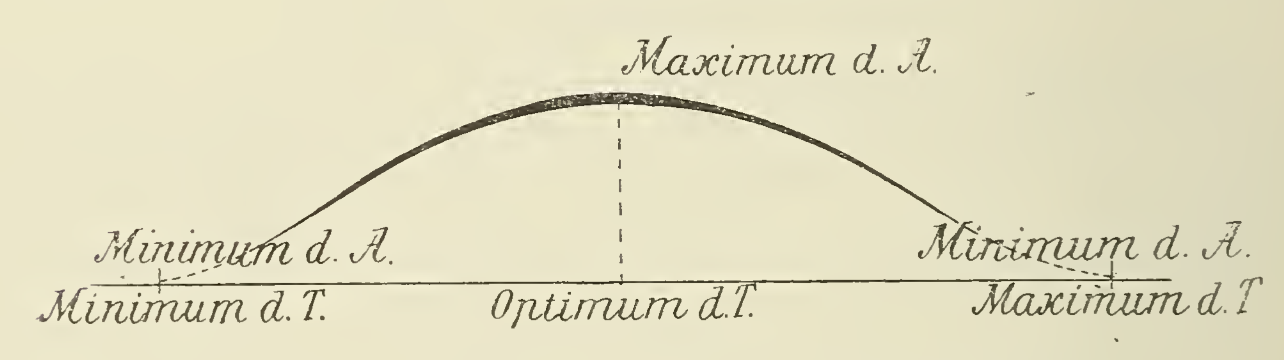


Fig. 3.

Autoxydabeln der Zelle suchen, die den O der Luft heftig an sich ziehen. Da auch die Atmung ein Oxydationsprozeß ist, hat man passend vorgeschlagen, diesen Vorgang physiologische Oxydation zu nennen;[1]) charakteristisch ist für diese, daß die Körper, die wie z. B. Zucker außerhalb der Zelle schwer oxydabel sind, im Organismus sehr leicht verbrennen, d. i. veratmet werden, was eben durch Vermittelung von Sauerstoffüberträgern erfolgt. Sobald dem-

[1]) Detmer, Über physiologische Verbrennung im Protoplasma der Pflanzenzelle. (Bot. Zeit. 1888, S. 43); Johannsen, Über Fortdauer der Atmungsoxydation nach dem Tode. (Bot. Zeit. 1887. S. 763)

nach das Plasma getötet ist, tritt die postmortale Oxydation ein, und hierbei werden die anorganischen autoxydabeln Körper der Zelle oxydiert; nach der Menge dieser Körper richtet sich die Größe der Oxydation. Sicherlich spielt sich am Ausgange des Lebens neben der eben noch kenntlichen physiologischen Verbrennung (äußere A.) bereits ein kräftiger Prozeß der gewöhnlichen Oxydation ab, der sich solange erhält, bis sämtliche oxydierbaren Substanzen verbrannt sind, was bei der Veraschung der Pflanze unmittelbar erfolgt (daher keine Änderung in dem Gasvolumen der Röhre, während bei den unter 360 ° getrockneten Blättern, wo ganz sicher nur mehr tote Oxydation statthat, durch den O Entzug bei der Verbrennung das Volumen der Gase in der Röhre verringert wird, und die Kalilauge unter dem jetzt größeren Druck der umgebenden Luft in die Röhre gedrängt wird [auch Quecksilber ohne Lauge]). Mit dem allmählichen Ausklingen des Lebens dürfte die tote Oxydation mehr und mehr zur Geltung kommen; eine scharfe Grenze zwischen Leben und Tod läßt sich jedoch immerhin insofern ziehen, daß man die tote Oxydation durch Entziehung des O der Luft hintanhält und nun beobachtet, ob die Pflanze atmet. Die nachstehenden zwei Figuren sollen uns ungefähr ein Bild von der Abhängigkeit des Lebens von der Temperatur geben, wobei wie oben (Kapitel 2) kein spezieller Fall beachtet wurde.

Die Figur 3 gilt auch als Atmungskurve obligater Anaeroben. Das Minimum der Atmung wurde in Figur 2 absichtlich nicht ganz scharf bezeichnet, um den Austausch von Atmung gegen gewöhnliche (tote) Oxydation deutlicher zum Ausdruck bringen zu können. Im übrigen gilt hier das Gleiche wie bei Figur 1: Der Verlauf der Kurve (Länge ihrer Abschnitte, Abstand von der Basis) ist begründet in der spezifischen Natur des untersuchten Objektes.

Um Wiederholungen zu vermeiden, verweise ich auf die im Texte gegebenen Erklärungen, und sind dort die gewonnenen Resultate verzeichnet, sodaß ich auf die weitere Besprechung der Versuche verzichten kann; es ist klar, daß sich in allen A-Versuchen zuerst normale Atmung, mit Verbrauch des freien O intramolekulare Atmung einstellte und damit das Leben abschloß, in den B-Versuchen sicherlich anfangs noch eine geringere äußere Atmung und hierauf intramolekulare, in den C-Versuchen schließlich nur mehr intramolekular geatmet wurde, sobald wir annehmen, daß bei der Temperatur von 120 Grad C. die Oxydasen noch nicht vernichtet sind, widrigenfalls wir es, wie in Versuch 2, bei 360 Grad nur mit gewöhnlicher Oxydation zu tun hätten, was aber bei der durchschnittlich höheren Größe des aufgestiegenen Kalilaugequantums nicht wahrscheinlich ist, sondern vielmehr das Entgegengesetzte vermuten läßt.

5. Kapitel. **Ätherisierungsverfahren und Rückschlüsse auf die Atmung.**

Nach den gegenwärtig noch freilich sehr lückenhaften Kenntnissen scheint sich die zeitweilig lähmende Einwirkung der Narcotica auf sämtliche Organismen und auf sämtliche eigentlich vitalen

Funktionen zu erstrecken, während diejenigen Erscheinungen, welche nur indirekt von der Lebenstätigkeit abhängen, von dieser nicht direkt beeinflußt werden.[1]) Dies gilt jedoch wohl meist nur für größere Mengen des angewandten Betäubungsmittels, sonst veranlassen Äther, Chloroform und andere Giftstoffe in „submaximaler" Dosis eine Beschleunigung der Tätigkeit. So hat Johannsen gefunden, daß schwache Ätherdosen eine inzitierende Wirkung auf das Wachstum ausüben, und gezeigt, wie man dieselbe in der Gärtnerei praktisch verwendet; ähnlich wirke auch Chloroform.[2]) Im übrigen ist die Anwendung der Narcotica bei Versuchen verschiedener Art noch nicht allgemein geübt und wird in der Literatur nur gelegentlich berührt. Die Schwierigkeit liegt in der großen Flüchtigkeit des Betäubungsmittels, aus der selbst bei genau durchgeführten Versuchen sich nur zu häufig Fehler ergeben. Ich habe schon im Kapitel 1 (Versuche) hervorgehoben, daß man nicht in sämtlichen Fällen mit der gleichen Äthermenge arbeiten darf, ohne die Resultate gänzlich zu verfehlen, sondern man muß durch zahlreiche Versuche mit verschiedenen Ätherquantitäten die richtigen Werte herauszufinden trachten, was bei längerer Übung nicht so schwer ist. Der Grund hierfür liegt in der spezifischen Beschaffenheit der Blätter (weiche : ledrige, frische : welke) und ist von ihrem Wassergehalte, ihrer Größe und Menge abhängig; bei den getrockneten Blättern werden durch die Befeuchtung auf das ursprüngliche Gewicht nahezu normal turgescente Verhältnisse geschaffen.

Obgleich bisher keine speziellen Untersuchungen über Einwirkung von Giften auf die Atmung vorliegen, so läßt sich doch die weitgehendste Übereinstimmung einer solchen bei allen wichtigeren Prozessen in der Zelle konstatieren. Von größerer Bedeutung sind in dieser Beziehung zwei Arbeiten, die ich hier anführen möchte: „Über die vorübergehende Aufhebung der Assimilationsfähigkeit im Chlorophyllkorn" von Pfeffer (Leipzig 1896) und: Über Einwirkung der Anästhetica auf das Protoplasma" von Karl Kaufmann (Inaug.-Diss., Erlangen 1899), da ich bei meinen Versuchen ganz ähnliche Ergebnisse erzielte. Bei Anwendung entsprechender Ätherdosen kann man eine transitorische Inaktivierung der Chlorophyllkörner erzielen; auch bestimmte Temperaturen, Mangel an O, Einwirkung bestimmter Gifte vermögen die Assimilationstätigkeit für kurze Zeit oder völlig zu sistieren. Eine dem Absterben vorausgehende Schwächung der Leistung ist eine verbreitete Erscheinung. Da nicht der Farbstoff, sondern der gesamte Aufbau und Zustand des Chlorophyllkorns als lebendes Gebilde[3]) für die Tätigkeit entscheidend ist, bedarf es einer gewissen Zeit zur Regeneration des normalen Zustandes, wenn die Struktur des Protoplasmas durch

[1]) Rothe, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1903. Heft I: er nimmt jedoch die Atmung aus.

[2]) Johannsen, Über Rausch und Betäubung der Pflanzen usw. („Natur". Bd. XVIII. Nr. 9 und 10.) Über Anwendung von Chloroform. („Gartenwelt" 1901. Nr. 23.) Das Ätherverfahren beim Frühtreiben usw. Jena 1900. Er gibt auch Literatur an.

[3]) Wiesner, An. u. Phys. d. Pfl. VII. Chlorophyll.

niedrige Temperatur oder Gifte in sichtbarer Weise deformiert worden ist; eben die Regeneration ist ein Nachweis, ob nur eine Störung oder bereits der Tod eingetreten ist. Mit der Sistierung der Chlorophyllfunktion ist die Atmungsfunktion noch nicht suspendiert, und das muß auch sein, da ohne diese Betriebskraft die zur Regeneration notwendigen Bedingungen fehlen. In sehr ausführlicher Weise demonstriert Kaufmann die Einwirkung der Anästhetica auf das Plasma und Wachstum der Pflanze. Am einschneidendsten greife Chloroform in die Tätigkeit des Protoplasmas ein, weniger Äther und andere Gifte; zu starke Dosen töten das Plasma, schwächere führen ein dem Quantum des verwendeten Giftes entsprechendes Herabsinken des Wachstumseffektes herbei. Von größtem Einfluß auf das Resultat seien auch Temperatur und Dauer der Beobachtungszeit. Bei Ermittelung des Gewichtsverlustes, welchen die Versuchspflanzen unter Einfluß der Anästhetica während ihrer Entwickelung erlitten, findet er bedeutend höheren Wert als bei normal wachsenden Pflanzen und glaubt den Grund hierfür nicht nur in der durch die weniger gute Entwicklung bedingten geringeren Assimilationsfähigkeit, sondern auch in einer Erhöhung der Atmung suchen zu müssen. Zufolge der Anästhetica bedürfe die Pflanze einer um so größeren Kraftquelle und spezifischen Lebensenergie, als unter normalen Verhältnissen, wenn sie nicht dem schädlichen Einflusse jener Stoffe erliegen soll; daher würde durch letztere die Atmung gesteigert. Treffend sagt er in seiner Schlußbetrachtung, daß die durch Einwirkung jener Gifte herbeigeführten Veränderungen der Lebenserscheinungen in der Pflanze nur sekundäre Folgen des hierdurch in der vollen Entfaltung seiner Lebenskraft behinderten Plasmas seien. „Erleidet dieses in seiner chemischen und physikalischen Struktur durch äußere Einflüsse eine dauernde Schädigung, so ist damit auch ein Aufhören jeglicher Lebenserscheinung verbunden; sind die in die Tätigkeit des Plasmas hemmend eingreifenden Faktoren nur vorübergehend, so wird der normale Entwicklungsgang der betreffenden Pflanze in der Regel nur so lange unterbrochen oder verzögert, als sich jene geltend machen."

Genau das Gleiche fand auch ich in allen meinen Versuchen, wenn ich den Äther in bestimmter Menge kürzere Zeit hindurch auf die Blätter einwirken ließ. Alle Versuche, die ich oben mit D, E und F bezeichne, wurden mit ungefähr gleicher, besser gesagt, von Fall zu Fall passend bestimmter Ätherquantität innerhalb 24 Stunden ausgeführt; durch das erwähnte Verfahren vermochte ich wohl eine Lähmung herbeizuführen, ohne die Blätter abzutöten. Die völlige Sistierung der Atmung, sei es nun innere oder äußere Atmung, führt unfehlbar zum Tode des Individuums; bei geeigneter Wahl der Giftdosis kann man die Atmung herabstimmen und nun einen, der normalen Atemkurve entsprechenden oder nur wenig abweichenden Verlauf der Atemenergie leicht beobachten. Wie bei den ohne Äther angestellten Versuchen richtet sich deren Größe nach dem Zustande des Protoplasmas und genügt nur ein Blick auf die angeführten Zahlen, um uns von den bereits bei der normalen

Atmung dargelegten Verhältnissen aufs neue zu überzeugen. Bemerkenswert ist die in dem Einwirken des Giftes während der ersten 30 Minuten (ungefähr) hervorgerufene merkliche Steigerung der Atmung, welche jedoch bald zufolge der längeren schädlichen Einwirkung des Äthers ausbleibt und meist unbeobachtet auch ohne Nachwirkung auf die späteren Resultate ist.

Resumé.

Nachdem ich, so gut es anging, meine Ansichten möglichst kurz auseinandergelegt und durch Versuche und Belegstellen der Literatur gestützt habe, will ich noch das Gesagte am Schlusse in Kürze zusammenfassen:

A. (Normale) Atmung findet unter sonstigen normalen Umständen bei Gegenwart der für jede Pflanze bestimmten günstigen Menge freien Sauerstoffs statt; sobald derselbe in unzureichender Menge zur Verfügung steht, wird auch der in der Zelle vorhandene gebundene Sauerstoff verbraucht (intramol. A.), was selbst bei gänzlichem Mangel freien Sauerstoffs wenigstens solange das Leben erhalten kann, als passendes Atemmaterial vorrätig ist.

B. Die Atmung kann vor sich gehen:

1. durch spezifische autoxydable Substanzen, welche infolge des Verbrauchs stets erneuert werden, oder welche bloß als Vermittler der Atmung dienen und den Sauerstoff auf die weniger zur O-Aufnahme befähigten organischen Verbindungen übertragen; oder

2. durch bestimmte Dispositionen des Plasmas für die Aufnahme des Sauerstoffs (Entwicklung von Sauerstoffaffinitäten), welche auch durch spezifische Fermente (Oxydasen) vermittelt oder erleichtert werden kann. Der Vorgang kann sich durch Hinzutreten besonderer Schutzeinrichtungen komplizieren.

C. Die Atmung ist an die lebende Protoplasmasubstanz gebunden und nimmt mit Schwächung der Leistungen derselben proportional an Intensität ab; mit dem Tode der Pflanze hört jede Atmung auf. Wird das Plasma durch äußere Faktoren, wie Temperaturen weit ab vom Optimum, Gifte u. ä., schädlich beeinflußt, so sinkt dementsprechend auch die Atmungsgröße.

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Polemoniaceen.

Von

Georg Hüller,

Schweinfurt.

Mit Doppeltafel VIII.

Einleitung.

Von den vegetativen Organen der Polemoniaceen ist nur der Stengel[1]) rücksichtlich der anatomischen Struktur genauer untersucht. Über die anatomischen Verhältnisse des Blattes liegen eingehende Untersuchungen nicht vor. In orientierender Weise hat zuerst Solereder (System. Anat., S. 622) bei einigen Arten die Blattstruktur festgestellt. Ferner hat in neuerer Zeit Wölfel eine Abhandlung geschrieben, welche neben der Anatomie der Wurzel, der Achse und des Samens, auch die Blattstruktur von 29 Arten, allerdings meist nur in orientierender Weise, zum Gegenstand hat. Außerdem existieren in der Literatur noch Angaben von Petit (Pétiole, in Mém. de la Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux. Sér. 3, T. III, 1887, p. 346) über den Blattstiel von *Cobaea,* von Martinet (Org. de sécrét., in Ann. sc. nat., Sér. 5, T. XIV, 1872, S. 146 sqq. u. pl. 10 u. 13) über die Drüsenhaare von *Gilia tricolor* und *Collomia linearis,* und schließlich von Greenish (*Phlox carolina*, in Pharm. Journ. and Transact. 1891, p. 839—840) über das Vorkommen von Cystolithen in den Wurzeln einer Droge, die von *Phlox carolina* stammen soll.

Die Angabe von Greenish über das Auftreten von Cystolithen bei einer als *Phlox carolina* bezeichneten Pflanze bildete die eigentliche Veranlassung zu vorliegender Arbeit. Da die Stammpflanze der Greenish'schen Droge immerhin eine Polemoniacee sein konnte.

---

[1]) Solereder, Holzstr., 1885, S. 183, 184. — Schlepegrell, Vergl. Anat. der Tubifloren. Diss. Erlangen 1892. — Peter in Engler-Prantl, Natürl. Pfl.-Fam. IV. Abt. 3a. 1891. S. 41—42. — Wölfel, Vergl. Anat. der Polemoniaceen. Diss. Heidelberg 1901.

zumal bei den im System nahestehenden Borragineen ebenfalls typische Cystolithen auftreten, wurde mir die Aufgabe zu teil, zunächst eine anatomische Untersuchung der Polemoniaceenblätter vorzunehmen und dabei die Frage zu lösen, ob typische Cystolithen bei den Polemoniaceen [1]) vorkommen oder nicht, eine Frage, welche, wie ich gleich beifügen will, im negativen Sinn entschieden wurde.

Im Anschluß an die Blattstruktur wurde, da mir ein reichliches Artenmaterial zu Gebote stand, auch eine Untersuchung der Polemoniaceen-Samen und -Pollen ausgeführt, über welche in der Literatur nur sehr wenige, mitunter widersprechende Angaben vorhanden sind.

Über die Samen und insbesondere die interessante Schleimepidermis derselben sind mir folgende Literaturquellen bekannt: Unger (Anat. u. Phys. d. Pfl., 1855, S. 77) erwähnt das Auftreten einer „sekundären, stark anschwellenden Zellmembran“ und einer „tertiären Spiralfaserhaut“ in den Epidermiszellen der Samenschale einiger Polemoniaceen. Hofmeister (Über d. zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen u. Perikarpien, in Sitzungsber. d. k. sächs. Akad. d. Wiss. phys. math. Kl. Bd. X, 1858, S. 28) beschreibt das Verhalten der verschleimten Samenepidermis von *Collomia coccinea* und *heterophylla* in Alkohol und Wasser. Ferner ist in einer Arbeit von Klebs (Beitr. z. Morph. u. Biol. der Keimung, in Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen 1885, Bd. I., S. 536 ff.) eine Schilderung der Samenepidermis von *Cobaea scandens* und ihrer Quellungsverhältnisse gegeben. Schließlich finden sich bei Peter in Engler-Prantl, Natürl. Pfl.-Fam. 1891, IV. 7., Abt. 3 a, S. 41—42 und in der Untersuchung Wölfels (s. o.) kurze Bemerkungen über das Vorkommen oder Fehlen der Schleimepidermis bei den Samen der Polemoniaceen. Eine einheitliche Darstellung fehlt aber.

Die Pollenkörner sind nur von einigen Arten genau bekannt. Kurze Angaben über Form, Oberfläche und Keimporen bei einzelnen Arten hat bereits Mohl (Über den Bau und die Form der Pollenkörner, Bern 1834, S. 86) gemacht. Ferner haben sowohl Fritsche (Über den Pollen, in Mém. Acad. imp. de St. Pétersbourg 1837) wie H. Fischer (Beitr. z. vergl. Anat. d. Pollenk., Diss. Breslau 1890, S. 62) die Pollenkörner verschiedener Polemoniaceen zur Untersuchung herangezogen.

Das Material, welches ich für meine Arbeit benötigte, stammte zum größten Teil aus dem botanischen Museum in München, dessen Konservator, Herrn Prof. Dr. Radlkofer, ich hiefür zu großem Dank verpflichtet bin. Die Samen einiger weniger Arten wurden aus dem hiesigen und einigen anderen botanischen Gärten bezogen.

---

[1]) Ich will hier noch bemerken, daß mir längere Zeit nach Beginn der Arbeit eine Abhandlung von Morelle, Über die vergleichende Anatomie der Gelsemieen und Spigelieen (Perrot, Travaux du labor. de mat. méd. de l'école sup. de pharm. de Paris. 1904. II. part. I. p. 144—146) zu Gesichte kam, in welcher derselbe, an die Greenish'schen Untersuchungen anknüpfend, bei einem dem Herbar des Muséum d'histoire naturelle de Paris entnommenen Exemplar von *Phlox carolina* ebenfalls Cystolithen, und zwar spärlich in der Achse und den Blättern, gefunden haben will.

Ich gehe nun zu einer kurzen Darstellung der gewonnenen Resultate über.

Die Blätter der Polemoniaceen führen keine Cystolithen. Die von Greenish untersuchte Wurzeldroge, die von einer als *Phlox carolina* bezeichneten Pflanze stammen soll und Cystolithen enthält, gehört keiner *Phlox*-Art, auch keiner anderen Polemoniacee zu. Desgleichen kann auch die von Morelle zur Untersuchung verwendete Pflanze von *Phlox carolina*, falls die Angaben von Morelle richtig sein sollten, keine *Phlox*-Art und keine Polemoniacee sein. Den bisher noch nicht beobachteten oxalsauren Kalk fand ich bei einigen Arten spärlich in Form von Nädelchen oder kleinen rhomboëdrischen Kristallen, bei *Bonplandia* reichlich in Form von kleinen Drusen. Die Spaltöffnungen sind nach dem Ranunkulaceentypus von einer unbestimmten Zahl gewöhnlicher Epidermiszellen umgeben. Einzellreihige, ein- bis mehrzellige Trichome treten bei allen Polemoniaceen auf. Deckhaare sind bei den meisten Arten anzutreffen, während Drüsenhaare allen Arten mit Ausnahme von *Gilia Bigelowii* und *divaricata* zukommen. Die Drüsenköpfchen sind entweder einzellig, oder durch Vertikalwände 2-, 4-, 6-, 8- und mehrzellig, oder sie werden durch das Auftreten von Horizontalwänden in 2 und 3—4 Etagen zerlegt und sind dann 6-, 8- oder noch reicherzellig. Besonders erwähnenswerte Deck- und Drüsenhaare mit Tendenz zur Verzweigung finden sich bei einigen *Phlox*- und *Gilia*-Arten. Eine anomale Gefäßbündelstruktur im Mittelnerv zeigen *Phlox Drummondii* und mehrere *Gilia*-Arten, indem hier, ähnlich wie bei manchen Monokotylen, der Weichbast in zwei getrennte Teile geschieden ist oder sogar in noch mehr kleine Partien zerlegt wird.

Rücksichtlich der Samenstruktur ist in erster Linie bemerkenswert, daß die Samen bei fast allen Gattungen — *Phlox* allein ausgenommen — eine typische und stark quellbare, verschleimte Epidermis besitzen. Bei *Phlox* ist nur die unter der Kutikula gelegene Partie der Außenwand etwas quellbar und zeigt die charakteristischen Reaktionen des typischen Schleims. Die Epidermiszellen enthalten bei den meisten Arten aller Gattungen, außer *Phlox*, Spiralen aus Zellulose, die in der Regel den innersten, an das Lumen grenzenden Teil der Wand bilden. Der Schleim, ein Amyloïdschleim, befindet sich im allgemeinen zwischen den Spiralen und den Primärlamellen, seltener innerhalb der Spirale. Außer dieser verschleimten Epidermis sind meist zwei verschiedene Gewebe, zusammengedrückte Zelllagen und eine Pigmentschicht, seltener drei an der Bildung der Samenschale beteiligt. Bezüglich des meist nicht besonders reichlich entwickelten Nährgewebes mag angeführt sein, daß dasselbe stets fettes Öl und Aleuron enthält.

Die Pollenkörner sind kugelig oder ellipsoidisch (ausgenommen der Pentagondodekaëder-Pollen von *Collomia aristella*). Die Exine ist nie glatt, sondern stets mit leistenförmigen oder warzigen Erhebungen bedeckt. Auffallend ist die große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung und Anordnung der Verdickungsleisten. Hinsichtlich der Austrittstellen weichen die Pollen von dem sog. Dikotylentypus ab. Die Zahl der Keimporen beträgt stets mehr als 3, und zwar

sind 4 bis viele Poren vorhanden, welche entweder äquatorial liegen oder aber regelmäßig, seltener aber unregelmäßig über die Oberfläche zerstreut sind. Bei der Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure färbt sich die Exine in vielen Fällen rosa bis rot.

Die vorliegende Arbeit zerfällt in drei Abschnitte: Blattstruktur, Samenstruktur, Pollenstruktur. Jeder einzelne Abschnitt gliedert sich in einen allgemeinen Teil, der einen Überblick über die anatomischen Verhältnisse geben soll, und in einen speziellen Teil, der die anatomische Charakteristik der untersuchten Arten enthält. Zwischen dem allgemeinen und dem speziellen Teil ist eine kurze. tabellarische Übersicht über die wichtigsten Strukturverhältnisse der untersuchten Arten eingeschoben. Außerdem findet sich im Anschluß an den Abschnitt über die Blattstruktur noch ein Kapitel über das angebliche Auftreten von Cystolithen.

Zum Schlusse möge es mir gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Solereder, für die Anregung zu vorliegender Arbeit, sowie für die liebenswürdige Unterstützung bei Ausführung derselben meinen tief gefühltesten Dank auszusprechen.

Abkürzungen.

angel. = angelagert
anlieg. = anliegend
annäh. = annähernd
äqu. = äquatorial
Außenw. = Außenwand
Austr.-St. = Austrittstelle
Basalz. = Basalzelle
Bastf.(t.) = Bastfaser(teil)
Begl. = Begleitung
begl. = begleitet
beiders. = beiderseits
bes. = besonders
bif. = bifacial
Bl. = Blatt
Bl.-B. = Blattbau
Bl.-Fl. = Blattfläche
Bl.-Gr. = Blattgrund
Bl.-R. = Blattrand
Bl.-Sp. = Blattspitze
Br. = Breite
br. = breit
breitgl. = breitgliederig
cystolithena. = cystolithenartig
Deckh. = Deckhaar
deutl. = deutlich
dickw. = dickwandig
Drüsenh. = Drüsenhaar
dünnw. = dünnwandig
Durchm. = Durchmesser
eif. = eiförmig
einf. = einfach
eingeb. = eingebettet, eingebogen
einsch. = einschichtig
einz. = einzellig
ellips. = ellipsoidisch
Emb. = Embryo
Endz. = Endzelle
entw. = entweder
Epid.(z.) = Epidermis(zelle)
E. o. Erl. = Erlangensis
1-et. = 1-etagig
etw. = etwas
Ex. = Exine
fasera. = faserartig
F.(Z.) = Faser(zelle)

fl.-gedr. = flachgedrückt
Fl.(A.) = Fläche(nansicht)
geb. = gebogen
Gefäßb. = Gefäßbündel
gedr. = gedrückt
gek. = gekörnelt
ger. = gerade
Gest. = Gestalt
gestr. = gestreift
get. = getüpfelt
gew. = gewöhnlich
gleichm. = gleichmäßig
Gr. = Größe, Grund
großw. = großwabig
großz. = großzellig
H. = Herbarium
Hort. = Hortus
häuf. = häufig
h. = hoch
H. = Höhe
höck. = höckerig
Holzt. = Holzteil
Horizontalw. = Horizontalwand
Innenw. = Innenwand
isodiam. = isodiametrisch
K. = Köpfchen
kant. = kantig
kegelf. = kegelförmig
keulenf. = keulenförmig
kleinw. = kleinwabig
kleinz. = kleinzellig
köpfchena. = köpfchenartig
Kompl. = Komplex
konz. = konzentriert
Krist. = Kristall
kug. = kugelig
kurzgl. = kurzgliederig
Kut. = Kutikula
L. = Länge
l. = lang
Längsr. = Längsrichtung
langgl. = langgliederig
langgestr. = langgestreckt
leistena. = leistenartig
Leistenw. = Leistenwerk
Leitb. = Leitbündel
mäandr. = mäandrisch
mech. = mechanisch
mehrz. = mehrzellig
mehrsch. = mehrschichtig
mer. = meridional
Mesoph. = Mesophyll
Mitt.-N. = Mittelnerv
M. o. Mon. = Monacensis
N.(Lb.) = Nerv(leitbündel)
Netzw. = Netzwerk
o. = oder
ob. = oben
Oberfl. = Oberfläche
Obers. = Oberseite
obers. = oberseitig. oberseits
oxals. = oxalsauer
P. = Pollen
Pal.-Gew. = Palisadengewebe
palisadena. = palisadenartig
Pap. = Papillen
pap. = papillös
Par.-Sch. = Parenchymscheide
pol. = polygonal
Primärl. = Primärlamelle
Prot. = Protuberanz
Quell. = Quellung
quell(b.) = quellend, quellbar
Quersch. = Querschnitt
Radiärw. = Radiärwand
regelm. = regelmäßig
reichl. = reichlich
rel. = relativ
ringf. = ringförmig
Rotf. = Rotfärbung
Sa.(Sch.) = Samen(schale)
sämtl. = sämtlich
Sch. = Schichtung
Schl. = Schleim
schmalgl. = schmalgliederig
Schw.-Gew. = Schwammgewebe
Schwefels. = Schwefelsäure
Seitenr.(w.) = Seitenrand(wand)
skler. = sklerenchymatisch
Skler.(F.) = Sklerenchym(faser)
Sockelz. = Sockelzelle
Sp. = Spirale
spaltenf. = spaltenförmig
Sp.-Öffn. = Spaltöffnung
spir. = spiralig
Str. = Strang
Tr.(Gr.) = Tracheiden(gruppe)
Trich. = Trichome
Tüpf. = Tüpfel
u. = und

umg. = umgeben
umst. = umstellt
undeutl. = undeutlich
undul. = unduliert
unregelm. = unregelmäßig
unt. = unten
Unters. = Unterseite
unters. = unterseits
Verb. = Verbindung
Verd.(L.) = Verdickung(sleiste)
verd. = verdickt
verk. = verkehrt
verl. = verlaufend
verschl. = verschleimt
vert. = verteilt
Vertikalw. = Vertikalwand
vielz. = vielzellig
W. = Wand
warz. = warzig
Wass. = Wasser
Wass.-Gew. = Wasserspeichergewebe
Weichb. = Weichbast
weitl. = weitlumig
Z. = Zelle
zahlr. = zahlreich
zentr. = zentrisch
zerstr. = zerstreut
zieml. = ziemlich
zus. = zusammen
Z.-W. = Zellwand

Blattstruktur.

Allgemeiner Teil.

Hautgewebe.

In diesem Kapitel wird zuerst von der Struktur der gewöhnlichen Epidermiszellen, dann von den Spaltöffnungsapparaten und schließlich den Trichomen die Rede sein.

Was die gewöhnlichen Epidermiszellen anlangt, so zeigen dieselben bei den schmalblätterigen Arten meist eine wesentlich andere Gestalt als bei den breitblätterigen. Im ersten Falle, insbesondere bei einem großen Teil der Arten von *Collomia, Gilia* und *Phlox,* sind sie in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. Diese Streckung der Zellen ist bei den einzelnen Arten eine verschieden starke. Als „deutlich gestreckt" sind in der Übersicht über die anatomischen Verhältnisse diejenigen Epidermiszellen bezeichnet, die mindestens zweimal so lang als breit sind. Ihren Höhepunkt erreicht die Streckung bei den oberseitigen Epidermiszellen von *Gilia setosissima,* bei welchen das Verhältnis von Länge zur Breite 16 : 1 beträgt. Im allgemeinen sind bei derselben Art die Epidermiszellen der Oberseite stärker in die Länge gezogen als die der Unterseite; die unterseitigen dagegen sind etwas breiter. Der Höhendurchmesser hat ungefähr dieselbe Größe wie der Breitendurchmesser. Im folgenden sollen noch die Längs- und Breitendurchmesser der beiderseitigen Epidermiszellen für einige schmalblättrige Arten angegeben werden:

	oberseits		unterseits	
	Länge	Breite	Länge	Breite
	mm		mm	
Phlox nana	0,105	0,045	0,090	0,045
Gilia dichotoma	0,315	0,026	0,250	0,028
Gilia setosissima	0,390	0,024	0,285	0,033

Was die Ausbildung der Seitenränder bei den Epidermiszellen der schmalblätterigen Arten betrifft, sind sie oft annähernd gerade, so daß die Epidermiszellen in der Flächenansicht die Gestalt eines gestreckten Rechtecks besitzen oder durch Schrägstellung der Querwände mehr prosenchymatische Form annehmen. Häufig sind die Seitenränder aber auch schwächer oder stärker wellig gebogen.

Bei den breiterblätterigen Arten zeigen die Epidermiszellen in der Flächenansicht ungefähr gleiche Durchmesser. Die Höhe der Zellen ist (*Gilia glomeriflora* und *multiflora* ausgenommen, bei welchen besonders hohe Epidermiszellen vorkommen) eine geringe. Die Epidermiszellen der Blattunterseite unterscheiden sich von denen der Oberseite durch eine geringere Größe.

Wie aus folgender Tabelle, welche die Längs- und Breitendurchmesser der Epidermiszellen in der Flächenansicht auf der Blattober- und -unterseite angibt, hervorgeht, können die Epidermiszellen der breiterblätterigen Arten in der Flächenansicht als mittelgroß bis groß bezeichnet werden:

	oberseits		unterseits	
	Länge mm	Breite	Länge mm	Breite
Cantua buxifolia	0,040	0,031	0,035	0,018
Collomia aristella	0,087	0,058	0,063	0,041
Loeselia coccinea	0,092	0,063	0,071	0,044
Cobaea scandens	0,097	0,075	0,078	0,058
Bonplandia geminiflora	0,113	0,078	0.089	0,064
Phlox Drummondii	0,175	0,096	0,143	0,079

Die Seitenränder zeigen bei den Epidermiszellen der breitblätterigen Arten meist eine starke Undulierung, um bei der ziemlich bedeutenden Größe der Zellen eine stärkere Verzahnung und gegenseitige Befestigung herbeizuführen; und zwar sind die Seitenränder der oberseitigen Epidermiszellen zum Teil schwach, zum Teil stark gebogen (nur bei *Loeselia ciliata* vollkommen gerade), während die der unterseitigen in der großen Mehrzahl durch starke Undulation ausgezeichnet sind. In einigen Fällen besitzen die Epidermiszellen winklige gebogene und zackige Seitenränder.

Beigefügt sei noch, daß die beiden unterschiedenen Typen der Epidermiszellen durch mannigfache Übergänge in Verbindung stehen sowohl hinsichtlich ihrer Form, wie schon aus den oben angeführten Beispielen zu ersehen ist, als auch hinsichtlich der Ausbildung der Seitenränder.

Die Kutikula ist bei allen Polemoniaceen, trotzdem ein großer Teil der Arten auf trockenen Standorten wächst, nur als dünnes Häutchen entwickelt. Meist zeigt sie eine glatte Beschaffenheit und viel weniger häufig, als man nach Wölfels Angaben vermuten würde, ist sie sehr fein *(Polemonium humile, Gilia aggregata)* oder auch grob *(Phlox maculata, Gilia coronopifolia)* gestreift. Bei einigen Arten kommt ferner auch eine warzige Punktierung oder Körnelung der Kutikula vor. Wachsausscheidung auf der Kutikula wurde nicht beobachtet.

Die Außenwand der Epidermiszellen und zwar der nach innen von der Kutikula gelegene Teil derselben ist bei sehr vielen Arten der Gattungen *Collomia, Gilia* und *Phlox* durch eine beträchtliche Dicke ausgezeichnet (s. auch Wölfel, S. 58). Derselbe zeigt ein fast schleimartiges Aussehen und ist außerordentlich quellbar. Schnitte, die zuerst in Alkohol untersucht wurden, zeigten nach Verdrängung des Alkohols durch Wasser eine Dickenzunahme der Außenwand von 50—100%. Dieser schleimartig aussehende Teil der Außenwand besteht aus Zellulose. Mitunter kommt auch eine stärkere Verdickung der Seiten- und Innenwände und in Verbindung damit Ausbildung von ovalen oder spaltenförmigen Tüpfeln an diesen Wänden vor.

Papillöse Entwicklung der Außenwand tritt sehr oft an den gegen den Blattrand oder gegen die Blattspitze zu gelegenen Epidermiszellen auf, hin und wieder auch bei einzelnen Epidermiszellen der Blattober- und -unterseite. Der Fall, daß sämtliche Epidermiszellen einer Blattseite papillös ausgebildet sind, wurde nicht beobachtet. Hinsichtlich der Form und Größe der Papillen ist zu erwähnen, daß von einer schwachen Vorwölbung bis zur stark entwickelten Papillenbildung alle Stadien, zuweilen bei derselben Art, vorhanden sein können. Entweder sind die Papillen halbkugelig bis stumpf kegelförmig *(Phlox canescens* und *longifolia)*, oder sie sind spitz kegelförmig und wie die einzelnen Zähne einer Säge *(Phlox glaberrima* und *maculata)* ausgebildet. Die Wand der Papillen ist in der Regel sehr stark, in manchen Fällen bis zum Schwinden des Lumens verdickt, so daß die Papille massiv erscheint *(Gilia Matthewsii)*. Bei einigen Arten mit starken Papillen schließt sich an ihre Spitze eine oft verkieselte Protuberanz an, welche schwach vorgewölbt oder mehr zapfenartig in das Zelllumen einspringt, ein Verhältnis, das im Speziellen Teil als „cystolithenartige Protuberanz" bezeichnet ist. Die Oberfläche der Papillen ist entweder glatt oder gestreift; hier und da sind die Papillen mit warzigen oder höckerigen Verdickungen besetzt.

Ich gehe nun zur Besprechung der Spaltöffnungen über. Die Spaltöffnungen treten bei einem großen Teil der untersuchten Arten beiderseits in ungefähr gleicher Zahl auf, was sowohl mit der

schmalen Spreite der Blätter als auch mit dem zentrischen Blattbau, der bei den Polemoniaceen sehr häufig ist, im Einklang steht. Das reichliche Auftreten der Stomata auf beiden Blattseiten bezweckt, daß bei der geringen und relativ dichten Ausbildung des Mesophylls eine möglichst große Durchlüftung der assimilierenden Zellen stattfinden kann. Bei einem andern Teil der Arten finden sich die Spaltöffnungen in der Mehrzahl unterseits, während sie auf der Oberseite nur zerstreut vorkommen; bei einigen wenigen endlich sind die Spaltöffnungen auf die Blattunterseite beschränkt. Eine interessante Ausnahme macht *Phlox Hoodii,* eine Art, welche der Steppenflora Nordamerikas angehört. Dieselbe hat dichtrasigen Habitus und zeichnet sich durch zahlreiche schmale, dem Stengel ziemlich angedrückte Blättchen aus, die dachziegelförmig übereinander greifen. Die Spaltöffnungen befinden sich bei dieser Art an den Stellen, die infolge der Lage der Blätter der Transpiration am wenigsten ausgesetzt sind, nämlich auf der Oberseite und außerdem auch vereinzelt am Blattgrund der Unterseite, an welchem sie durch starke Behaarung geschützt sind.

Von der Fläche gesehen, haben die Schließzellen einen elliptischen bis kreisrunden Umriß. Der Längendurchmesser der Stomata beträgt bei den untersuchten Arten durchschnittlich 0,030 mm, der Breitendurchmesser etwa 0,025 mm. Mitunter zeigen die Spaltöffnungen bei ein und derselben Art verschiedene Gestalt und Größe. Besonders auffallend ist dieser Unterschied bei *Cantua buxifolia,* wo die Spaltöffnungen einen Breitendurchmesser von 0,025 resp. 0,040 und einen Längendurchmesser von 0,025 resp. 0,050 mm besitzen.

Die Anordnung der Stomata ist bei den schmalen Blättern in Bezug auf die Spaltrichtung und den Mittelnerv eine ziemlich genau parallele; bei den breiteren Blättern läßt sich meist eine Tendenz zur parallelen Anordnung erkennen. Gänzliche Unregelmäßigkeit in der Lage der Stomata wurde selten beobachtet.

Hervorzuheben ist ferner, daß Nebenzellen nicht vorkommen. In der Regel sind es 3—5 gewöhnliche, manchmal verschieden große Epidermiszellen, welche die Spaltöffnungen umgeben. Die großen Stomata von *Cantua buxifolia* sind meist von 3—10 Epidermiszellen umstellt. Schwach erhöhte Lage der Stomata kommt bei einzelnen Arten vor *(Polemonium bicolor, Gilia Lemmoni)*; gewöhnlich liegen sie in der Höhe der Epidermis, während eine schwache Einsenkung nur bei *Gilia densifolia* vorhanden ist, eine starke Einsenkung überhaupt nicht beobachtet wurde.

Die Entwicklung der Schließzellenpaare wurde bei *Cobaea scandens, Gilia tricolor, Phlox Drummondii* und *Polemonium coeruleum* verfolgt. Es ergab sich, daß die Schließzellenmutterzelle mit dem Auftreten einer ersten Teilwand in einer Dermatogenzelle gebildet wird, daß sohin die Spaltöffnungsapparate dem sog. Ranunculaceentypus angehören.

Als Anhangsorgane der Epidermis finden sich Trichome und zwar Deckhaare und Drüsenhaare. Dabei ist besonders zu erwähnen, daß bei allen Polemoniaceen Trichome vorhanden sind, ferner daß sämtliche untersuchte Arten, mit Ausnahme von *Gilia Bigelowii* und

divaricata, sich durch den Besitz von Drüsenhaaren auszeichnen, während die Deckhaare mitunter, z. B. bei den Gattungen *Cobaea* und *Loeselia* sowie bei manchen Arten der übrigen Gattungen fehlen.[1])

Die Reichlichkeit der Behaarung ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Entsprechend dem xerophilen Charakter der Gattungen *Collomia, Gilia* und *Phlox* sind hier die Blätter häufig mit einem dichten Haarkleid überzogen, das schon dem bloßen Auge als weißer, filziger Überzug erscheint. Bei anderen Arten kommen Trichome vereinzelt und in geringem Maße vor und können oft nur mit Hilfe des Mikroskops gefunden werden. In der Regel sind die Haare beiderseits und am Rande des Blattes ziemlich gleichmäßig verteilt; manchmal ist es nur eine Seite oder der Blattrand, der eine stärkere Behaarung aufweist. Sind die Haare in geringerer Menge vorhanden, so trifft man sie meistens in der Nähe des Blattgrundes, auf den Nerven und am Rande.

Rücksichtlich der Form der Trichome im allgemeinen ist zu sagen, daß, abgesehen von den bereits unter Papillen abgehandelten einzelligen Trichomen, fast nur einfache, einzellreihige, zwei- bis vielzellige Haare auftreten. Komplizierter gebaute, an der Basis zweizellreihige und weiter oben gabelig geteilte Haarkörper kommen bei *Gilia congesta* vor und sind augenscheinlich dadurch entstanden, daß zwei benachbarte Haare mit ihren Sockelzellen verwachsen sind. Des weiteren zeigen die einzellreihigen Haare bei bestimmten Arten von *Phlox* und *Gilia* (s. auch Schlepegrell, Vergl. Anat. der Tubifloren, Bot. Centr. Bl. 1892. I. S. 199—200 und 225—230) eine Tendenz zu einer Verzweigung, indem eine oder mehrere Zellen eine kürzere oder längere seitliche Aussackung besitzen. Um einige Beispiele genauer auszuführen, nenne ich zuerst *Phlox maculata,* bei welcher eine oder zwei Zellen der drei- bis fünfzelligen Deck- und Drüsenhaare kurze Aussackungen haben, weiter die längeren, vielzelligen Deckhaare von *Gilia dianthoides,* bei welcher jede Zelle eine kurze, seitliche Aussackung aufweist, wodurch das ganze Haar den Charakter eines sog. sympodialen Haares gewinnt. Bezüglich weiterer Beispiele mag auf die Übersicht der anatomischen Verhältnisse verwiesen sein.

Was nun speziell die Deckhaare betrifft, so ist die Zahl ihrer Zellen eine verschieden große, sowohl bei den verschiedenen Arten, als auch oft bei derselben Art; es kommen in dieser Hinsicht alle Übergänge von einzelligen bis zu vielzelligen Haaren vor. Oft treten nur kurze Haare am Blatt auf (z. B. *Collomia coccinea, linearis*); in anderen Fällen wird die Behaarung von zahlreichen langen Haaren gebildet, die dann unter einander verflochten sind und als sog. Wollhaare einen ausgezeichneten Schutz gegen allzu große Transpiration gewähren (z. B. *Gilia densifolia, filifolia* und *floccosa, Phlox Hoodii*). Bei vielen schmalblätterigen Arten sind die Trichome

[1]) Diese Angaben stehen nicht im Einklang mit denen von Wölfel, welcher nur bei einem kleinen Teil der von ihm geprüften Arten Trichome und Drüsenhaare lediglich für einige *Polemonium*-Arten erwähnt.

in der Nähe der Blattspitze oft kurz und ein- oder wenigzellig, während dieselben am Blattgrund meist eine bedeutende Länge erreichen. Der Fall, daß nur einzellige Deckhaare bei einer Art vorkommen, wurde nicht konstatiert.

Die Deckhaare sind fast bei allen untersuchten Arten sehr einfach gebaut. Die kurzen, wenigzelligen Haare haben die Gestalt eines mehr oder weniger zugespitzten Kegels, der in den meisten Fällen schräg gegen die Blattspitze zu und nur selten senkrecht zur Blattfläche gerichtet ist. Die längeren Haare stehen oft starr wie Stacheln von der Blattfläche ab und sind entweder gerade und stabförmig oder säbelartig gebogen. Bei anderen Arten sind die langen Haare wurmförmig hin und her gewunden und bilden die bereits oben erwähnten Wollhaare. Die einzelnen Zellen, aus denen sich die Haare zusammensetzen, sind bei manchen Arten (z. B. *Gilia atractyloides*) besonders lang und schmal, bei anderen (*Phlox longifolia*) kurz und breit. *Gilia Larseni* zeigt Haare, die aus tonnenförmig aufgetriebenen Zellen bestehen. Im allgemeinen besitzen die Zellen der Deckhaare ungefähr gleiche Größe, mitunter nimmt die Länge und Breite der Zellen gegen die Spitze des Haares zu in auffallender Weise ab (*Gilia depressa, Polemonium Mexicanum*); öfters tritt auch der umgekehrte Fall auf, daß die unterste Zelle des Haarkörpers kurz ist, während die anderen Zellen gegen die Spitze zu an Länge zunehmen, so daß sich die Endzelle durch besondere Länge auszeichnet (z. B. *Gilia androsacea* und *densifolia*). Die Endzelle läuft fast immer in eine scharfe Spitze aus, die bei *Phlox canescens* und *paniculata* sowie *Gilia liniflora* massiv ist; seltener ist sie abgerundet. Die Dicke der Wand der Haare ist in der Regel eine mittlere. Ziemlich dünnwandig sind die Wollhaare, während die Haare bei vielen Arten der Gattung *Collomia* sehr dickwandig und häufig englumig sind.

Bezüglich der Oberflächenbeschaffenheit der Haare ist zu erwähnen, daß die Kutikula glatt, gestreift oder gekörnelt ist. Die Streifung ist fein oder deutlich grob und kann in der Richtung der Längsachse oder einer steilen Spirale verlaufen. Bei der Körnelung lassen sich kleine, punktförmige oder grobe warzige Unebenheiten der Oberfläche unterscheiden. Eine Inkrustation der Wand mit Kalksalzen wurde nirgends gefunden, dagegen öfters schwache Verkieselung.

Von besonderen Formen der Deckhaare nenne ich zunächst nochmals die schon oben erwähnten, gabelig verzweigten Haare von *Gilia congesta* und die gleichfalls schon berücksichtigten Haare bestimmter *Phlox*- und *Gilia*-Arten, welche eine Tendenz zur Verzweigung haben. Dazu kommen die neben anderen Deckhaaren vorhandenen, charakteristischen, einzellreihigen Trichome von *Gilia floccosa*, welche von einer kurzen Basalzelle und ein bis vier ziemlich langen, an den dünnen Längsrändern mit kleinen, kegelförmigen Aussackungen versehenen Zellen gebildet werden. Schließlich sind noch die eigentümlich gestalteten, zwei- bis dreizelligen Haarkörper von *Gilia pinnatifida* anzuführen, welche in ihren beiden ersten, gleich näher zu besprechenden Formen ein urnenartiges

Aussehen haben. Im einfachsten Fall besteht hier der Haarkörper aus zwei Zellen, welche beide die Gestalt eines stumpfen Kegels und dabei die Grundfläche gemeinsam haben. In einem zweiten Fall schiebt sich zwischen die beiden kegelförmigen Zellen eine zylindrische, in der Mitte etwas verschmälerte ein; häufig ist in diesem Falle die gemeinsame Wand der untersten und mittleren Zelle nach Art einer bikonvexen Linse verdickt. Drittens kommen auch Haarkörper vor, welche sich von der zweiten Haarform dadurch ableiten, daß die dritte, unterste Zelle des Haarkörpers nicht mehr kegelförmig, sondern ebenfalls annähernd zylindrisch ist.

Die Drüsenhaare sind genau nach dem Typus der mehrzelligen Deckhaare gebaut. Bei manchen Arten läßt sich ein Übergang von Deckhaaren zu Drüsenhaaren erkennen, indem gegen den Blattgrund zu die Endzelle der Deckhaare allmählich köpfchenartig anschwillt und dünnwandig wird (*Gilia depressa* und *glomeriflora*). Der Stiel der Drüsenhaare ist gerade oder schwach gebogen, kurz und wenigzellig oder länger und vielzellig. Die Länge der einzelnen Zellen des Stiels nimmt von unten nach oben zu ab, desgleichen die Dicke der Wand. Hinsichtlich der Oberflächenbeschaffenheit des Drüsenstiels kommen dieselben Verhältnisse wie bei den Deckhaaren vor. Eine starke Verkieselung und Sklerosierung der Sockelzellen von nicht mehr funktionierenden Drüsenhaaren fand ich bei *Loeselia involucrata*.

Was das Drüsenköpfchen betrifft, so kann man drei verschiedene Formen unterscheiden. Im ersten Fall ist das Köpfchen einzellig und von kugeliger, ellipsoidischer oder keulenförmiger Gestalt. Derartige Drüsenhaare mit einzelligem Köpfchen bilden die ausschließliche Behaarung der Gattung *Cobaea;* sie sind außerdem bei den übrigen Polemoniaceen neben Drüsenhaaren mit mehrzelligem Köpfchen (z. B. *Loeselia*) oder neben Deckhaaren (z. B. *Cantua, Bonplandia*) vorhanden. Im zweiten Fall ist das kugelige Köpfchen durch eine oder mehrere radiär gestellte Vertikalwände in zwei oder mehr (bis acht) Zellen zerlegt. Dieser Typus kommt zerstreut bei vielen Arten der Gattungen *Collomia, Gilia, Loeselia, Phlox* und *Polemonium* vor. An dritter Stelle sind schließlich die gleichfalls bei bestimmten Arten von *Collomia, Gilia* und *Phlox* angetroffenen Drüsenhaare anzuführen, deren Köpfchen durch Horizontalwände in zwei bis vier Etagen zerlegt wird, welch letztere ihrerseits eine verschiedene Zahl von Zellen aufweisen. Bei derselben Art zeigen die Drüsenköpfchen dieses Typus zuweilen eine verschiedene Zahl von Etagen, wie von Zellen in den Etagen. In den mit mehreren Etagen versehenen Drüsenköpfchen nimmt die Zahl der Zellen in den einzelnen Etagen von unten nach oben zu. Die Anordnung der Zellen in der obersten Etage ist zuweilen eine unregelmäßige und nicht eine radiäre. Die Form des Köpfchens ist in diesem dritten Fall zumeist umgekehrt kegelförmig, selten *(Gilia viscidula)* fast scheibenförmig; auch finden sich Übergänge zur kugeligen Gestalt *(Collomia aristella)*.

Die zuletzt besprochenen, komplizierter gebauten Außendrüsen konnte ich an lebendem Material nur bei *Phlox Drummondii* unter-

suchen. Sie besitzen einen sehr langen, einzellreihigen Stiel, dessen Zellen deutlich eine starke Protoplasmaströmung erkennen lassen, und ein verschieden beschaffenes Köpfchen. Das letztere ist entweder nur durch eine Vertikalwand zweizellig oder durch mehrere radial gestellte Vertikalwände vier- oder achtzellig oder durch Horizontalwände in zwei Etagen geteilt und dann noch reicherzellig. Bemerkenswert ist, daß die Drüsenzellen an der Spitze des Köpfchens, zumal bei den reichzelligen Drüsenköpfchen, kurzstrahlig aus einander treten und eine muldenförmige Vertiefung, in der sich das Sekret ansammelt, zwischen sich nehmen. So gewinnt die Spitze des reichzelligen Drüsenköpfchens ein mehr oder minder deutlich kronenartiges Aussehen.

Die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte hat bei den aus zwei Etagen bestehenden Drüsenköpfchen ergeben, daß in der keulenförmig angeschwollenen Endzelle der Haaranlage zuerst eine Horizontalwand auftritt, wodurch die beiden Etagen entstehen und sodann Vertikalwände in den beiden Etagen, und diese entweder zuerst in der oberen oder aber in der unteren.

Mesophyll.

Das Mesophyll ist bei den meisten Polemoniaceen in normaler Weise, d. h. als Assimilationsgewebe und z. T. auch als Durchlüftungsgewebe ausgebildet. Bei einigen Arten übernimmt der mittlere Teil desselben die Wasserspeicherung und ist dann dementsprechend als ein chlorophyllleeres Wassergewebe entwickelt.

Der Blattbau ist bei der größeren Hälfte der untersuchten Arten bifacial; es sind dies namentlich Arten, welche durch breitere Blätter ausgezeichnet sind. Bei den schmalblätterigen Arten ist der Blattbau in der Regel zentrisch. Doch kommen auch Übergänge vom bifacialen Blattbau zum zentrischen vor, indem die unterste Schicht des Mesophylls mehr oder weniger palisadenartig ausgebildet ist (z. B. *Collomia gracilis* und *grandiflora*, *Gilia Bolanderi*, *Phlox Douglasii*).

Das Palisadengewebe der bifacialen Blätter besteht aus ein bis drei Schichten, das der zentrisch gebauten oberseits aus zwei bis vier, unterseits aus ein bis drei Schichten mehr oder weniger gestreckter Zellen. Besonders lang- und schmalgliedrige Palisadengewebezellen trifft man bei *Gilia aggregata* an, kurz- und breitgliedrige z. B. bei *Phlox divaricata*. In den zentrisch gebauten Blättern wird das Palisadengewebe auf der Unterseite meist von kürzeren und breiteren Zellen gebildet als auf der Oberseite. Den Übergang des Palisadengewebes zum Schwammgewebe vermitteln in den bifacial gebauten Blättern meist breitere, keilförmig nach unten verschmälerte Zellen, sog. Sammelzellen.

Das Schwammgewebe ist selten typisch ausgebildet. In der Regel setzt es sich nämlich aus kleinen, runden bis länglichen Zellen zusammen und ist ziemlich dicht. Größere Interzellularen kommen nur bei wenigen Arten vor, ein durch große Interzellularen sehr weitmaschiges Schwammgewebe beispielsweise bei *Phlox amoena*.

In den zentrischen Blättern ist das Schwammgewebe oft auf eine schmale Mittelschichte zurückgedrängt, die aus kleinen kugeligen Zellen besteht.

Ich komme nun auf das schon oben berührte Wasserspeichergewebe des Blattes zu sprechen, welches bei *Phlox longifolia* und bestimmten *Gilia*-Arten auftritt. Dasselbe besteht aus großen, dünnwandigen und farblosen Zellen, nimmt den mittleren Teil des Mesophylls ein und umgibt die Blattnerven, gewöhnlich auch den Mittelnerv. Nur bei *Gilia minima* und einigen anderen Arten geht der Mittelnerv mit farblosem, z. T. kollenchymatischem Gewebe bis zur beiderseitigen Epidermis durch. Sehr stark ist das Wasserspeichergewebe bei *Gilia Parishii* ausgebildet.

Zum Schlusse ist anzuführen, daß hypodermales Gewebe nur am Blattrand und weiter über und unter dem Mittelnerv vorkommt, im zweiten Fall zuweilen auch in der Nähe des Mittelnerven. Dasselbe wurde bei *Gilia Larseni* und verschiedenen *Phlox*-Arten angetroffen. Es besteht aus faserartigen Zellen mit stark verdickten, quellbaren Zellulosewänden und engem Lumen, welche eine bis zwei Zelllagen bilden. Dieses Gewebe dient der Festigung des Blattrandes und der Versteifung des Mittelnerven, wegen der stark quellbaren Zellwände aber anscheinend auch der Wasserspeicherung. Ausnahmsweise sind bei einigen Arten *(Phlox nana)* die hypodermalen Fasern der Mittelrippe verholzt.

Blattnerven.

Bezüglich der Nervatur ist vor allem zu erwähnen, daß dieselbe am Blatt in der Regel nur wenig hervortritt, indem sämtliche Nervenleitbündel — bei bestimmten Arten mit Ausnahme des Leitbündels des Mittelnerven — allseitig vom Assimilationsgewebe umgeben werden und eingebettet sind. Dagegen gehen bei den Gattungen *Bonplandia*, *Cobaea* und *Loeselia*, entsprechend der stärker hervortretenden Blattnervatur, der Mittelnerv und die größeren Nerven mit farblosen, dünn- oder dickwandigen, manchmal verholzten Zellen nach oben und unten durch. Ein Durchgehen der kleinen Nerven ist bei keiner Art zu beobachten.

Sklerenchym findet sich bei zahlreichen Arten in Begleitung der Gefäßbündel des Mittelnerven allein oder auch der kleineren Nerven. Dasselbe ist in Form eines größeren oder kleineren Sklerenchymfaserkomplexes dem Holzteil, bezw. Bastteil angelagert. Außerdem beobachtet man bei bestimmten Arten im Mittelnerv, seltener auch in den nächst kleineren Nerven, einen gleichbeschaffenen, mechanischen Gewebekomplex, welcher dem Holzkörper zugehört und den Weichbast berührt, zuweilen auch mit dem unteren Sklerenchymbelag in Verbindung tritt.

Bei den Arten, welche den eben besprochenen Sklerenchymfaserkomplex im Holzteil des Mittelnervenleitbündels aufweisen, treten zum Teil bemerkenswerte Anomalien in der Struktur des Nervenleitbündels auf, von denen noch kurz die Rede sein soll. Diese Anomalien lassen sich von einem Nervenleitbündel ableiten,

bei welchem der größere, untere Teil des Holzkörpers von demselben mechanischen Gewebekomplex gebildet wird, an den sich nach unten zuerst eine halbmondförmige, in der Mitte verschmälerte Weichbastpartie und sodann ein Sklerenchymband anschließt. Tritt der mechanische Gewebekomplex des Holzkörpers in Verbindung mit dem Sklerenchymband, so entstehen Leitbündel, bei welchen in ähnlicher Weise wie bei bestimmten Monokotylen und insbesondere Palmen, der Weichbast in Form von zwei Gewebegruppen entgegentritt (Typus I). Daran schließen sich die Fälle an, in welchen die Hauptmasse des Leitbündels von einem mächtig entwickelten Sklerenchymkomplex gebildet wird, dem oberwärts eine Gruppe aus Ring- und Spiralgefäßen und an den Seiten einige (zwei bis vier) kleine Weichbastgruppen, die seitlich von Spiral- und Ringgefäßen begleitet werden, anliegen (Typus II). Die zuletzt angeführten, dem Sklerenchymkomplex angelagerten kleinen Holzbastbündel zeigen da, wo sie als Bestandteile der Seitennerven abzweigen, häufig eine umgekehrte Orientierung ihrer Holz- und Bastgruppe, den Weichbast dem mechanischen Gewebekomplex zugekehrt, die kleine Gefäßgruppe nach außen gelagert. Diese anomalen Strukturen des Mittelnervenleitbündels habe ich bei *Phlox Douglasii* und verschiedenen *Gilia*-Arten angetroffen. Bemerkt sei noch, daß sie nur in den oberen zwei Dritteln des Blattes zu finden sind.

Die Leitbündel des Mittelnerven und meistens auch der Seitennerven sind bei zahlreichen Arten mit einer deutlichen und relativ großzelligen Parenchymscheide umgeben. Bei einigen *Phlox*-Arten, z. B. *Phlox amoena* und *Drummondii*, hat diese Parenchymscheide einen endodermisartigen Charakter, indem die meisten Zellen eine Verkorkung der Radial- und Tangentialwände aufweisen; zwischen diesen verkorkten Zellen sind einzelne Zellen als Durchlaßzellen ausgebildet, welche den Austausch von Wasser und Nährstoffen zwischen dem Mesophyll und dem Leitbündel zu vermitteln haben. Bei den kleineren Nerven sind in der Regel nur die an den Holzteil angrenzenden Zellen der Parenchymscheide verkorkt. Eine besondere Erwähnung verdient die Gefäßbündelscheide von *Gilia pungens*, bei welcher die inneren Tangentialwände und Radialwände zusammen hufeisenförmig verdickt und verholzt sind.

Kristalle.

Oxalsaurer Kalk kommt nur bei der monotypischen Gattung *Bonplandia* und bei einzelnen Arten der Gattungen *Collomia* und *Gilia* vor; derselbe war bisher bei den Polemoniaceen noch nicht konstatiert. Es finden sich kleine Einzelkristalle bei bestimmten Arten von *Collomia* und *Gilia*, wohlausgebildete kleine Drusen neben kleinen Einzelkristallen bei *Bonplandia*. Die Einzelkristalle gehören dem monoklinen oder dem quadratischen System an. Meist sind sie klein, besitzen prismatische, nadelförmige, mitunter auch rhombische Gestalt und kommen bald zahlreich, bald spärlich im Mesophyll, seltener in den Epidermiszellen und in den Zellen der Trichome vor. Kleine nadelförmige Kristalle finden sich z. B. bei *Collomia*

aristella, gilioides, Gilia divaricata im Mesophyll, bei *Gilia floccosa* neben kleinen Rhomboëdern in den beiderseitigen Epidermiszellen. Manchmal verwachsen diese Kristallnädelchen sternförmig miteinander zu drusenartigen Gebilden (wie sie bei *Gilia atractyloides* in den Palisadengewebezellen anzutreffen sind). Kristallführende Trichome finden sich bei *Gilia ciliata* und *Navarretia:* Bei ersterer Art treten fast in jeder Zelle des Haarkörpers zahlreiche Kristallnädelchen auf, die meist als ein kleines Häufchen dicht beieinander liegen und oft drusenartige Körper darstellen. Die Haare von *Gilia, Navarretia* enthalten in den meisten Zellen neben nadelförmigen prismatische Kristalle, welche an die Form der Gipskristalle erinnern. Die Drusen geben für die monotypische Gattung *Bonplandia* ein ausgezeichnetes Gattungscharakteristikum ab. Hier ist in jeder Zelle des Palisadengewebes eine kleine, gut ausgebildete Druse vorhanden, außerdem im Schwammgewebe rhombische und nadelförmige Kriställchen.

Übersicht über die wichtigsten anatomischen Verhältnisse des Blattes der untersuchten Arten.

I. Hautgewebe.

1. Epidermis.

Epidermiszellen deutlich in der Längsrichtung gestreckt (Verhältnis von Länge zur Breite größer als 2 : 1):

Arten von Collomia, Gilia und *Phlox.*

Oberseitige Epidermiszellen mit geraden oder schwach gebogenen Seitenrändern:

Cantua buxifolia; Cobaea macrostemma; Loeselia ciliata, coccinea; Collomia gilioides; Polemonium-, Phlox- und *Gilia*-Arten.

Oberseitige Epidermiszellen mit stark bis sehr stark gebogenen Seitenrändern:

Bonplandia geminiflora; Cobaea scandens; Loeselia-, Collomia-, Phlox-, Polemonium- und *Gilia*-Arten.

Unterseitige Epidermiszellen mit schwach gebogenen Seitenrändern:

Loeselia ciliata; Phlox-, Polemonium- und *Gilia*-Arten.

Unterseitige Epidermiszellen mit stark bis sehr stark gebogenen Seitenrändern:

Bonplandia; Cantua; Cobaea; Collomia; Gilia-, Loeselia-, Phlox- und *Polemonium*-Arten.

Außenwand der Epidermiszellen dick und stark quellend:

Loeselia coerulea; Polemonium viscosum; Collomia-, Phlox- und *Gilia*-Arten.

Innen- und Seitenwände verdickt und getüpfelt:

Polemonium viscosum, Phlox- und *Gilia*-Arten.

Papillöse Epidermiszellen am Blattrand und auf der Blattfläche:

Phlox- und *Gilia*-Arten.

Papillöse Zellen nur am Blattrand und an der Blattspitze:
Bonplandia; Loeselia; Collomia-, Gilia-, Phlox- und *Polemonium*-Arten.

Papillöse Zellen mit cystolithenartigen Protuberanzen:
Bonplandia geminiflora; Collomia gracilis; Gilia dichotoma, intertexta; Loeselia ciliata, involucrata; Phlox aristata, ovata.

Außenwand der Papillen mit warzigen Verdickungen besetzt:
Phlox amoena, bifida, longifolia, speciosa, Stellaria, subulata.

Epidermis mit fein oder grob gestreifter Kutikula:
Polemonium humile; Collomia-, Gilia-, Phlox-Arten.

Epidermis mit warzig gekörnelter Kutikula:
Gilia intertexta, leucocephala, minima, Navarretia.

2. Spaltöffnungen.

Spaltöffnungen nur unterseits:
Cantua; Cobaea; Loeselia coccinea, glandulosa, involucrata; Phlox ovata, paniculata; Polemonium grandiflorum.

Spaltöffnungen auch oberseits vereinzelt:
Bonplandia; Gilia atractyloides, depressa; Loeselia ciliata; Collomia-, Phlox-, Polemonium-Arten.

Spaltöffnungen beiderseits in ungefähr gleicher Zahl:
Loeselia coerulea; Collomia-, Gilia-, Phlox-, Polemonium-Arten.

Spaltöffnungen meist oberseits:
Phlox Hoodii.

Spaltöffnungen mit besonderen Nebenzellen: O.

3. Trichome.

Trichome fehlen: O.

Nur Deckhaare vorhanden:
Gilia Bigelowii, divaricata.

Nur Drüsenhaare vorhanden:
Cobaea; Loeselia; Collomia-, Gilia-, Phlox-, Polemonium-Arten.

Trichome mit gestreifter Kutikula:
Bonplandia; Cobaea; Loeselia; Collomia-, Gilia-, Phlox-, Polemonium-Arten.

Trichome mit gekörnelter Kutikula:
Collomia-, Gilia-Arten.

Trichome mit Tendenz zur Verzweigung:
Gilia achilleaefolia, dianthoides, setosissima; Phlox canescens, Drummondii, maculata.

Trichome durch Verwachsung der Sockelzellen benachbarter Trichome unten zweizellreihig, weiter oben gabelig geteilt:
Gilia congesta.

Deckhaare mit zahlreichen kleinen, kegelförmigen Aussackungen an den Längsrändern:
Gilia floccosa.

Deckhaare kurz und von urnenförmiger Gestalt:
Gilia pinnatifida.

Deckhaare lang und miteinander verflochten (Wollhaare):
Gilia aggregata, congesta, densifolia, filifolia, latiflora; Phlox Hoodii.

Endzelle der Deckhaare besonders lang:
Gilia densifolia, filifolia floccosa.

Endzelle der Deckhaare mit massiver Spitze:
Gilia liniflora, Phlox canescens, paniculata.

Drüsenhaare mit einzelligem Köpfchen (allein oder neben Deckhaaren oder neben Drüsenhaaren mit mehrzelligen Köpfchen):
Fast sämtliche Arten, ausgenommen: *Gilia Bigelowii, divaricata; Gilia ciliata, pinnatifida; Loeselia ciliata, coccinea, coerulea; Phlox speciosa.*

Nur Drüsenhaare mit einzelligem Köpfchen:
Cobaea; Loeselia ciliata, involucrata; Polemonium pulcherrimum.

Drüsenhaare mit zweizelligem Köpfchen (allein oder neben Drüsenhaaren mit einzelligem Köpfchen oder auch neben Deckhaaren):
Gilia capitata, Larseni, tricolor; Loeselia glandulosa; Phlox reptans, subulata; Polemonium Mexicanum, micranthum, pauciflorum, viscosum;

Drüsenhaare mit 1-, 2- und 4 zelligem Köpfchen (allein oder neben Deckhaaren):
Collomia leptalea; Gilia achilleaefolia, leucocephala, multicaulis, pungens, tenerrima; Polemonium bicolor.

Nur Drüsenhaare mit 2- und 4 zelligem Köpfchen:
Loeselia coccinea, coerulea.

Drüsenhaare mit 1-, 2-, 4-, 8- oder noch reicherzelligem einetagigem Köpfchen (allein oder neben Deckhaaren):
Collomia chubutensis, coccinea, gracilis; Gilia ciliata, crassifolia. densiflora, inconspicua; Phlox bifida.

Drüsenhaare mit 2 etagigem Köpfchen (6-, 8-, und mehrzellig):
Collomia aristella, heterophylla, lanceolata, linearis; Gilia androsacea, atractyloides, aurea, californica, brevicula, latifolia, micrantha, squarrosa, viscidula; Phlox Drummondii, speciosa.

Drüsenhaare mit 2-, 3- oder auch 4 etagigem Köpfchen:
Gilia linearis, pinnatifida.

II. Mesophyll.

Blattbau bifacial oder annähernd bifacial:
Bonplandia; Cantua; Cobaea; Polemonium; Collomia mit Ausnahme von *C. aristella* und *leptalea; Loeselia ciliata, glandulosa, involucrata; Gilia-* und *Phlox*-Arten.

Blattbau zentrisch oder annähernd zentrisch:
Collomia aristella, leptalea; Loeselia coccinea, coerulea; Gilia- und *Phlox*-Arten.

Palisadengewebe oberseits ein- oder zweischichtig:
Bonplandia; Cobaea; Polemonium; Collomia mit Ausnahme von *C. aristella, chubutensis, gilioides; Phlox* mit Ausnahme von *Phl. canescens, longifolia, nana, speciosa; Gilia-* und *Loeselia*-Arten.

Palisadengewebe oberseits drei- oder mehrschichtig:
Cantua; Collomia aristella, chubutensis, gilioides; Phlox canescens, longifolia, nana, speciosa; Gilia- und *Loeselia-*Arten.

Mesophyll im Innern mit Wasserspeichergewebe, in welchem die Nerven eingebettet sind:
*Phlox longifolia, Gilia-*Arten.

Hypodermales Gewebe:
a) nur am Blattrand:
Phlox Douglasii,
b) am Blattrand und über oder auch unter dem Mittelnerv:
Gilia Larseni; Phlox amoena, bifida, canescens, longifolia, nana, speciosa, Stellaria, subulata.

III. Blattnerven.

1. Sklerenchym.

Mittelnerv mit einzelnen Sklerenchymfasern oder kleinen Fasergruppen, die entweder im Holz- oder Bastteil liegen, oder oben bezw. unten an das Gefäßbündel angelagert sind.
*Collomia chubutensis, coccinea, gilioides, heterophylla; Gilia congesta, glomeriflora, Navarretia, rigidula, Schottii, setosissima; Loeselia ciliata, coerulea, glandulosa; Phlox-*Arten.

Mittelnerv mit halbmondförmigem, unterem Sklerenchymbelag und den Weichbast berührendem oder auch oberhalb des Holzteils gelegenem Sklerenchymfaserkomplex:
Cantua; Gilia densifolia, filifolia, floccosa, Matthewsii, virgata; Loeselia coccinea.

Anomale Gefäßbündelstruktur Typus I:
Gilia androsacea, aurea, Bigelowii, Bolanderi, brevicula, californica, ciliata, densiflora, dichotoma, Harknessii, Lemmoni, liniflora, micrantha, Parryae, pungens, pusilla, tenella; Phlox Douglasii.

Anomale Gefäßbündelstruktur Typus II:
Gilia atractyloides, leucocephala, squarrosa, viscidula.

2. Parenchymscheide.

Parenchymscheide deutlich und großzellig:
Cantua; Cobaea; Collomia; Phlox; Loeselia mit Ausnahme von *L. glandulosa;* die meisten *Gilia-* und *Polemonium-*Arten.

Parenchymscheide endodermisartig; zahlreiche Zellen derselben mit verkorkten Radial- und Tangentialwänden:
Phlox amoena, Drummondii.

Zellen der Parenchymscheide, U-förmig verdickt und verholzt:
Gilia pungens.

IV. Kristalle.

Oxalsaurer Kalk in Form von Drusen:
Bonplandia.

Drusenartige Gebilde aus nadelförmigen Kriställchen:

Gilia atractyloides (im Palisadengewebe), *Gilia ciliata* (in den Zellen der Deckhaare).

Kleine, einzelne nadelförmige Kristalle:
Bonplandia; Collomia aristella, gilioides; Gilia divaricata.

Kleine gipsähnliche prismatische Kristalle:
Gilia Navarretia (in den Haaren u. Epidz.).

Kleine rhomboëdrische Kristalle:
Bonplandia, Gilia floccosa.

Spezieller Teil.

Bonplandia.

Von der Gattung *Bonplandia* lag mir die einzige bekannte Art, *B. geminiflora* zur Untersuchung vor.

Gegenüber den anderen Gattungen ist *Bonplandia* durch das Vorkommen von Kristalldrusen und weiter durch die Reichlichkeit des Auftretens des Kalkoxalats ausgezeichnet. In jeder Palisadengewebezelle befindet sich eine 10 bis 15 μ große, sternförmige Druse. Außerdem treten in den Zellen des Schwammgewebes zahlreiche kleine, rhombische oder nadelförmige Kristalle auf.

Bonplandia geminiflora Cav.

Pringle, n. 1726. Mexiko. (HM.) Obers. Epidz. in der Fl.-A. zieml. groß, mit stark wellig geb. Seitenr.; unters. Epidz. etw. kleiner als die obers., mit sehr stark geb. Seitenr. Sp.-Öffn. beiders., auf der Obers. vereinzelt, von 3—4 gew. Epidz. umst. Behaarung reichl., aus Deck- u. Drüsenh. bestehend: Deckh. meist obers., 1- bis 17zellig, zieml. dünnw. u. weitl.; die größeren mit gestr. Kut; Drüsenh. meist am Rand u. auf der Unters. gegen den Bl.-Gr.; Stiel 1- bis 20zellig, K. einz., meist verk. kegelf., manchmal kug. o. eif. Mesoph. am trockenen Bl. zus.-gedr.; Bl.-B. soweit erkennbar bif.; Pal.-Gew. 1- o. 2schichtig. Par.-Sch. klein u. undeutl. Kein Skler. in Begl. der N.-Lb. Mitunter cystolithena., verkieselte Prot. an der Außenw. in den gegen die Bl.-Sp. zu gelegenen obers. Epidz.

Cantua.

Von der sieben Arten umfassenden Gattung *Cantua* stand mir nur *C. buxifolia* zur Verfügung.

Cantua buxifolia Lam.

Hort. Mon. (H. M.)

Epidz. beiders. mittelgroß, obers. annäh. pol., mit schwach geb. Seitenr., unters. mit stark u. oft winkelig geb. Seitenr. Sp.-Öffn. nur auf der Unters., in großer Anzahl, von verschiedener Gest. u. Gr., von 3—10 gew. Epidz. umg. Deck- u. Drüsenh. sehr zahlr., beiders. u. am Rand; Deckh. zieml. dickw., aus 3—10 schmalen, langgestr. Z. bestehend; Drüsenh. dünnw., mit kurzem, meist 4zelligem Stiel u. einz., eif. K. Mesoph. bif.; Pal.-Gew. 3schichtig, von zieml. langgestr., schmalen Z. gebildet. N.-Lb. von einer deutl., großz. Par.-Sch. umg.; Gefäßb. des Mitt.-N. u. der größeren N. beiders. von zahlr., stark verd. Skler.-F. begl. Krist. nicht beobachtet.

Cobaea.

Die Gattung *Cobaea* umfaßt 6 Arten, wovon 2 untersucht wurden. Besonders bemerkenswert ist hier, daß nur Drüsenhaare vorkommen.

Cobaea scandens Cav.

Hort. Erl. und Mon.

Epidz. von der Fl. gesehen als zieml. groß zu bezeichnen, obers. mit zieml. stark undul. Seitenr., unters. tief buchtigen u. sehr stark geb. Seitenr. Sp.-Öffn. nur unters., von 3—5 gew. Epidz. umg. Drüsenh. vereinzelt, beiders. meist auf den N. u. am Bl.-R.; Stiel 3- bis 7zellig, Sockelz. meist mit dickerer W. u. mit grob gestr. Kut.; K. einz., birnenf. o. ellips. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. in der Regel einsch., aus zieml. br., langgestr. Z. zus.-gesetzt. N.-Lb. mit deutl. ausgebildeter, großz. Par.-Sch.; Gefäße rel. weitl.; N.-Lb. ohne Skler. Krist. O.

Cobaea macrostemma Pav.

Heyde et Lux n. 3987, Guatemala (H. M.).

Epidz. zieml. groß, auf der Obers. mit schwach geb., auf der Unters. mit sehr stark geb., meist zackigen Seitenr. Sonst wie vorige Art.

Loeselia.

Von dieser Gattung mit 12 Arten wurden 5 Arten untersucht.

Hervorzuheben ist bei der Gattung *Loeselia*, daß ebenso wie bei *Cobaea* Deckhaare nicht beobachtet wurden, ferner daß neben den Drüsenhaaren mit einzelligem Köpfchen auch solche mit 2- und 4zelligem auftreten.

Loeselia ciliata L.

Pringle n. 2427, Mexiko. (H. M.)

Epidz. in der Fl.-A. zieml. groß, obers. annäh. pol., unters. mit schwach geb. Seitenr. Sp.-Öffn. fast ausschließlich auf der Unters., von 3—6 gew. Epidz. umg. Drüsenh. beiders. zahlr., mit 2- bis 15zelligem, dickw. u. gestr. Stiel u. einz. kug. o. ellips. K. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig. Par.-Sch. sehr großz., oft mehrsch. Im Holzt. des Mitt.-N. einzelne Skler.-F. Cystolithena. Prot. in den pap. Z. des Bl.-R.

Loeselia coccinea Don.

Pringle n. 1804. Mexiko. (H. M.)

Epidz. zieml. groß, auf der Obers. mit schwach, unters. mit stark undul. Seitenr. Sp.-Öffn. nur unters., von 3—5 gew. Epidz. umst. Pap. Z. am Bl.-R. Drüsenh. beiders. zahlr.; Stiel dickw.; mit gestr. Kut., 2—18 Z. lang. K. 2- o. 4zellig, verk. kegelf. o. kug. Bl.-B. als zentr. zu bezeichnen; Pal.-Gew. kurzgl., Mesoph. im Innern aus rundlichen Z. bestehend. N. mit zieml. großz. Par.-Sch. Mitt.-N. u. größere N. im Holzt. u. unterhalb des Bastt. mit zahlr. Skler.-F.

Loeselia coerulea Don.

Schumann n. 234, Mexiko. (H. M.)

Epidz. zieml. groß, obers. u. unters. mit stark geb. Seitenr. Außenw. der Epidz. dick u. stark quell. Sp.-Öffn. beiders. gleich zahlr., von 3—5 gew. Epidz. umg. Drüsenh. beiders., kurz, meist mit 3zelligem Stiel; Sockelz. dickw. u. mit gestr. Kut.; K. 2- o. 4zellig, eif. Am Bl.-R. schwach pap. Z. Bl.-B. zentr.; Mesoph. aus kurzgl. Pal.-Gew. Par.-Sch. deutl. u. zieml. großz., bei größeren N. oberhalb u. unterhalb des Lb.-Systems mehrsch. Lb. des Mitt.-N. im Holzt. durch zahlr. verholzte Elemente verstärkt.

Loeselia glandulosa Don.

Kerber n. 317, Mexiko. (H. M.)

Epidz. zieml. groß, Seitenr. auf der Obers. stark, auf der Unters. sehr stark geb. Drüsenh. mit kug., 1- o. 2zelligem K. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. in der

Regel einsch. Par.-Sch. kleinz. Gefäßb. d. Mitt.-N. oberhalb des Holzt. mit einzelnen Skler.-F. Sonst wie *Loes. coccinea.*

Loeselia involucrata Don.

Heyde u. Lux n. 4380, Guatemala (H. M.)

Drüsenh. beiders., meist kurz, mit 2- bis 8zelligem Stiel u. einz., kug. K. Sockelz. dickw. u. gestr. Par.-Sch. sehr großz. Sker. O. In den obers. Epidz. u. am Rand auf den Blattzähnen zahlr. cystolithena., verkieselte Prot. an der Außenw.; verkieselte Z., einzeln o. in Gruppen, meist obers. gegen die Bl.-Sp. zu, sehr oft unter nicht mehr funktionierenden Drüsenh. Sonst wie *Loes. glandulosa.*

Collomia.

Diese Gattung enthält etwa 25 bekannte Arten, von denen 11 Arten zur Untersuchung gelangten.

Fast alle geprüften Arten dieser Gattung zeichnen sich durch den Besitz von Drüsenhaaren mit 1-, 2-, 4- und mehrzelligem Köpfchen aus.

Collomia aristella Gray.

Jones n. 2471, Mexiko (H. M.)

Epidz. zieml. groß, obers. mit stark, unters. mit sehr stark geb. Seitenr. Außenw. sehr dick u. stark quellb. Sp.-Öffn. beiders. von 3—5 gew. Epidz. umg. Nur Drüsenh., beiders. in großer Zahl, mit 1-, 2-, 4- u. mehrz., mitunter 2et. K. u. 2- bis 10zelligem, breitgl. u. dünnw. Stiel. Bl.-B. zentr.; Pal.-G. ob. u. unt. 2- bis 3schichtig. Par.-Sch. zieml. großz. Skler. O. Zahlr. Nädelchen von oxals. Kalk im Mesoph.

Collomia chubutensis Spegg.

Neger n. 529, Chile. (H. M.)

Kut. beiders. oft fein gestr. Deckh. meist gegen den Bl.-Gr. zu, obers. u. am Rand, oft sehr lang (2—8 Z.), zieml. dickw., fein gestr.; dünnw. Drüsenh. beiders. auf dem Mitt.-N., mit keulenf. Endz.; ferner lange Drüsenh. mit 5- bis 8zelligem, dickw. Stiel u. mehrz., kug. K. Pal.-Gew. in der Regel 3schichtig. Sonst wie folgende Art.

Collomia coccinea Lehm.

Frömbling, Chile. (H. M.)

Epidz. zieml. groß, oft in der Längsr. des Bl. gestreckt, obers. mit stark, unters. mit sehr stark geb. u. zackigen Seitenr. u. dicker, stark quellb. Außenw. Sp.-Öffn. beiders., auf der Unters. zahlr., von 3—5 gew. Epidz. umst. Deckh. beiders. auf den N. u. am Bl.-R., zahlr., 2- bis 4zellig, dickw. u. grob warzig gek.; Drüsenh. mit 1- o. 2zelligem K., beiders. auf dem Mitt.-N., mit zieml. dünnw. Stiel; am unteren Teil des Bl. 3- bis 5zellige Drüsenh. mit 2-, 4-, o. mehrz., verk. kegelf. K. u. dickw. Sockelz. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. meist 2schichtig; Schw.-Gew. an der unters. Epid. oft palisadena. ausgebildet. N. mit großz., deutl. Par.-Sch.; Lb. des Mitt.-N. oberhalb des Holzt. u. unterhalb des Bastes von einzelnen Skler.-F. begl.

Collomia gilioides Bth.

Parry u. Lemmon, n. 234, Kalifornien. (H. M.)

Obers. Epidz. mit schwach geb. Seitenr. Deckh. lang, bis 10zellig; Obers. in der Nähe des Mitt.-N. dünnw. Drüsenh. mit länglichem, einz. K. Pal.-Gew. meist 3schichtig. Im Lb. des Mitt.-N. zahlr. weitl. Bastf. Kleine nadelförmige Krist. im Mesoph. Sonst wie *C. coccinea.*

Collomia gracilis Dougl.

Neger, Chile. (H. M.)

Kut. fein gestr. Deckh. 2- bis 10zellig, zieml. dickw., fein gestr.; Drüsenh. bis 10zellig, mit dickw. gestr. Sockelz. u. 1-, 2-, 4- u. mehrz. K. von kugel. Gestalt. Bl.-B. annäh. bif.: Pal.-Gew. 2schichtig, kurz- u. breitgl.; Schw.-Gew. zieml. dicht. Skler. O. Cystolithena. Prot. an der Außenw. der obers., an der Bl.-Sp. gelegenen Epidz. Sonst wie *C. coccinea*.

Collomia grandiflora Dougl.

Howell, Pacific Coast. (H. M.)

Drüsenh. obers. auf dem Mitt.-N., dünnw., mit 2- bis 4zelligem Stiel u. einz., länglichem K. Bl.-B. annäh. bif.: Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig. Schw.-G.-Z. palisadenа. gestreckt. Skler. O. Sonst wie *C. coccinea*.

Collomia heterophylla Hook.

Howell, Oregon. (H. M.)

Außenw. der Epidz. nicht quellb. Deckh. nicht beobachtet. Drüsenh. beiders., in großer Zahl, mit dünnw. 3- bis 10zelligem Stiel u. kug. o. ellips. 1-, 2-, 4- o. mehrz. u. dann oft 2et. K. Pal.-Gew. aus br., zieml. langgestr. Z. bestehend; Schw.-Gew. lückig. Gefäßb. der am Bl.-R. gelegenen größeren N. im Holzt. mit skler. fasera. Z. Sonst wie *C. coccinea*.

Collomia lanceolata Greene.

Baker n. 531, Colorado. (H. M.)

Obers. längergestielte Drüsenh. mit einz., eif. K., am Bl.-Gr. kurze, breitgl. Drüsenh. mit mehrz., oft 2et., kug. o. verk. kegelf. K. Schw.-Gew. lückig. N. ohne Skler. Sonst wie *C. coccinea*.

Collomia leptalea Gray.

Jones n. 2444, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. beiders. langgestr. u. mit stark wellig geb. Seitenr.: Dicke der Z.-W. normal. Deck- u. Drüsenh. vereinzelt, obers. am Bl.-Gr., dünnw., 2- bis 5zellig. K. 1-, 2- o. 4zellig. Pal.-Gew. ob. u. unt. 1- bis 2schichtig. Krist. O. Sonst wie *C. aristella*.

Collomia linearis Nutt.

Bourgeau, Saskatschavan. (H. M.)

Behaarung sehr reichl.; Drüsenh. mit dickw. Sockelz. obers. u. am Rand gegen den Bl.-Gr. zu, entw. mit eif., einz. o. kug., mitunter 2et., mehrz. K. Ohne Skler. Sonst wie *C. coccinea*.

Collomia stenosiphon Kunze.

Pöppig n. 56, Chile. (H. M.)

Drüsenh. obers. auf dem Mitt.-N., dünnw., mit 2- bis 3zelligem Stiel u. länglichem, einz. K. N. ohne Skler. Sonst wie *C. coccinea*.

Polemonium.

Die Gattung *Polemonium* weist zirka 20 bekannte Arten auf. Hiervon lagen 12 Arten zur Untersuchung vor.

Polemonium bicolor Greenman.

Allen n. 294, Washington. (H. M.)

Epidz. beiders. zieml. groß u. mit tief eingeb. Seitenr. Sp.-Öffn. beiders. in gleicher Zahl, meist von 3—5 gew. Epidz. umg. Nur Drüsenh., beiders. u.

am Rand, in großer Menge, mit 2- bis 7zelligem Stiel u. 1-, 2- o. 4zelligem, kug. K. Bl.-B. bif.: Pal.-Gew. meist einsch. N. klein, mit kleinz., aber deutl. Par.-Sch. Skler. u. Krist. 0.

Polemonium coeruleum L.

Ullepitsch n. 2867. Karpathen (H. M.) u. Hort. Erl.

Epidz. zieml. groß, obers. mit stark, unters. mit sehr stark geb. u. tiefbuchtigen Seitenr. Sp.-Öffn. meist auf der Unters., von 3—5 gew. Epidz. umst. Deckh. selten, nur am Bl.-Gr., bis 12 Z. lang, fein gestr.; Drüsenh. obers. u. am Rand, zahlr., mit einz., kug. o. keulenf. K. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. 1- bis 2schichtig, zieml. breitgl. Par.-Sch. nicht bes. großz.

Polemonium flavum Greene.

Hort. Mon. (H. M.)

Seitenr. der obers. Epidz. schwach geb. Sp.-Ön. von verschiedener Gest. u. Gr. Drüsenh. beiders., meist auf den N., mit 2- bis 5zelligem, gestr. Stiel u. einz., kugel. o. ellips. K. Pal.-Gew. meist 2schichtig u. langgl. Par.-Sch. großz. Sonst wie *P. coeruleum.*

Polemonium grandiflorum Bth.

Pringle, n. 6930, Mexiko. (H. M.)

Sp.-Öffn. nur unters. Deckh. auf dem Mitt.-N. unters., zerstreut, 5- bis 12zellig, mit gestr. Kut.; Drüsenh. obers. dünnw. u. kurz, unters. mit 3- bis 6zelligem Stiel u. gestr. Sockelz.; K. kug.-ellips. u. einz. Pal.-Gew. einsch., breit- u. kurzgl. Par.-Sch. großz. Sonst wie *P. coeruleum.*

Polemonium humile Willd.

Suksdorf, Washington. (H. M.)

Kut. sehr fein gestr. Deckh. am Bl.-R., nicht bes. zahlr., 2—10 Z. lang, sehr oft fein gestr.; Drüsenh. beiders. sehr zahlr., kürzer o. länger gestielt, z. T. mit gestr. Kut.; K. einz. kug. eif. o. birnenförmig. Sonst wie *P. coeruleum.*

Polemonium Mexicanum Cerv.

Pringle n. 6393. Mexiko. (H. M.)

Epidz. obers. mit stark geb., unters. mit zackigen Seitenr. Sp.-Öffn. fast ausschließlich auf der Unters. Deckh. zahlr. beiders. u. am Bl.-R., 3—20 Z. l., zieml. dickw., mit gestr. Kut. u. kurzer, meist stumpfer Endz.; dünnw. Drüsenh. mit einz. Stiel u. K., dickw. Drüsenh. mit gestr. Sockelz. u. 1- o. 2zelligem K. Pal.-Gew. 2schichtig. Par.-Sch. großz. Sonst wie *P. coeruleum.*

Polemonium micranthum Bth.

Lechler, Pl. Magellan. n. 1080. (H. M.)

Epidz. zieml. groß, oft in der Längsr. gestreckt, obers. mit zieml. stark, unters. mit sehr stark geb. Seitenr. Sp.-Öffn. meist auf der Unters., von 3—6 gew. Epidz. umg. Deckh. selten, am Bl.-Gr. dünnw., bis 10zellig. Drüsenh. beiders., in zieml. großer Menge; Stiel 1- bis 7zellig, mit dickw. u. gestr. Sockelz. K. kug. o. eif., 1- o. 2zellig. Mesoph. bif.: Pal.-Gew. 1- bis 2schichtig, breit- u. kurzgl. N. klein, von kleinz. Par.-Sch. umg.

Polemonium pauciflorum Wats.

Pringle n. 2011, Mexiko. (H. M.)

Epidz. mit schwach geb. Seitenr. Pap. Z. am Bl.-R. Beiders. dünnw. Deckh., 2- u. mehrz., manchmal mit drüsig angeschwollener Endz.; Drüsenh. beiders. in großer Zahl, mit 3- bis 10zelligem Stiel u. 1- o. 2zelligem K. Pal.-Gew. 2schichtig, Schw.-Gew. aus rundlichen Z. bestehend. Par.-Sch. zieml. großz. Sonst wie *P. coeruleum.*

Polemonium pulchellum Bunge.

Schultz n. 1625, Norwegen. (H. M.)

Sp.-Öffn. beiders. in gleicher Zahl. Deckh. am Bl.-R. zieml. häuf., gestr., 5- bis 7zellig; Drüsenh. beiders. u. am Rand, mit 1- bis 7zelligem Stiel u. kug. o. birnenförmigem K. Pal.-Gew. meist 3schichtig, zieml. breitgl. N. klein, von großz. Par.-Sch. umg. Sonst wie *P. micranthum.*

Polemonium pulcherrimum Hook.

Bourgeau, Rocky Mountains. (H. M.)

Seitenr. der Epidz. beiders. schwach geb., Außenw. zieml. dick. Deckh. nicht beobachtet; Drüsenh. beiders. u. am Bl.-R., nicht bes. häuf., meist kurz gestielt, mit einz., kug. K. Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig. Par.-Sch. großz. Sonst wie *P. micranthum.*

Polemonium reptans L.

Hort. Mon. (H. M.).

Trich. beiders. u. am Bl.-R., dünnw., Endz. in der Regel zu einem keulenf. K. angeschwollen. Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig, langgl. Par.-Sch. großz. Sonst wie *P. coeruleum.*

Polemonium viscosum Nutt.

Allen n. 2261, Washington! (H. M.)

Epidz. beiders. mit schwach geb. Seitenr. Seitenw. get. u. wie die Außenw. dick u. stark quellb. Deckh. beiders. u. am Rand, zieml. häuf., dickw. u. gestr., 3—25 Z. l.; Drüsenh. beiders. u. am Bl.-R., in großer Menge, mit 1- bis 10zelligem Stiel, dickw. u. gestr. Sockelz. u. 1- o. 2zelligem, kug. o. ellips. K. Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig, kurzgl.; Schw.-Gew. aus kleinen Z. zus.-gesetzt. Sonst wie *P. micranthum.*

Phlox.

Von dieser Gattung mit zirka 40 Arten lagen mir 21 Arten zur Untersuchung vor.

Phlox amoena Sims.

Hort. Erl.

Epidz. in der F. A. zieml. groß, oft in der Längsr. gestreckt, beiders. mit stark geb. Seitenr. u. dicker, sehr quellb. Außenw.; über- u. unter dem Mitt.-N. hypodermales Gew., desgl. am Bl.-R. Sp.-Öffn. beiders., auf der Unters. zahlr., von 3—4 gew. Epidz. umg., zieml. klein. Am Bl.-R. zahlr. pap. Z. mit höck., warz. Kut. Deckh. meist obers. u. am Rand sehr zahlr., bis 13 Z. l., zieml. dickw. u. mit gestr. Kut.; Drüsenh. zieml. häuf., meist auf der Obers., mit 4- bis 6zelligem Stiel u. einz. kug. o. birnenförmigem K. Mesoph. bif. Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig; Schw.-Gew. sehr lückig, an der unters. Epid. dicht. Par.-Sch. zieml. großz., am Mitt.-N. mit zahlr. an den Radial- u. Tangentialw. verkorkten Z.; zwischen letzteren Durchlaß-Z. mit unverkorkten W.; bei kleineren N. Z. nur in der Nähe des Holzt. verkorkt; Holzt. des Mitt.-N. durch Gr. von Skler.-F. verstärkt.

Phlox aristata Michx.

Drummond, New Orleans. (H. M.)

Epidz. in der Fl.-A. groß, oft etw. in der Längsr. gestreckt, beiders. mit sehr stark u. zackig geb. Seitenr. u. dicker, quellb. Außenw. Sp.-Öffn. beiders., auf der Unters. zahlr., meist von 3—4 gew. Epidz. umg. Trich. beiders., selten. 3zellig, Endz. meist zu einem keulenf. K. angeschwollen. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. meist einsch. Par.-Sch. nicht bes. großz., Gefäßb. des Mitt.-N. beiders. von

einzelnen Skler.-F. begl. Schwache. cystolithena. Prot. in den pap. Z. am Bl.-R. u. an der Bl.-Sp.

Phlox bifida Beck.

Mason Bross, Illinois. (H. M.)

Außenw. der Epidz. oft pap. vorgestülpt, mit höck. Kut., manchmal Kut. gestr. Drüsenh. beiders. u. am Bl.-R. mit 2- bis 10zelligem Stiel u. 1-, 2-, 4-, 8- o. mehrz., eif. K. Skler. 0. Sonst wie *Ph. amoena.*

Phlox canescens T. u. G.

Baker, No. 541, Mexiko. (H. M.)

Epidz. beiders. langgestr., mit ger. o. schwach geb. Seitenr.; Sämtl. W. dick u. stark quellb.; Innen- u. Seitenw. mit rundlichen Tüpf. Sp.-Öffn. beiders. in gleicher Zahl. Pap. Z. am Rand u. am Bl.-Gr. auf der Unters. Deckh. sehr zahlr., meist obers. u. am Rand, dickw., fein gestr., vielfach gewunden, mit Ausstülpungen; Endz. lang, mit hakenförmiger, massiver Spitze; Drüsenh. zahlr., meist mit 2- bis 4zelligem Stiel; K. einz., ei- o. keulenf. u. etw. dickw., mit schwacher seitlicher Ausstülpung. Bl.-B. zentr.; Pal.-Gew. kurzgl., ob. u. unt. 3- bis 4schichtig. Par.-Sch. z. T. mehrsch., mit quellb. W. Gefäßb. des Mitt.-N. ob. u. unt. von stark verd. Skler.-F. begl. Sonst wie *Ph. amoena.*

Phlox divaricata L.

Patterson n. 2480, Illinois. (H. M.)

Epidz. als groß zu bezeichnen, obers. mit stark, unters. mit sehr stark u. tief eingeb. Seitenr.; Kut. obers. oft fein gestr. Sp.-Öffn. fast nur unters., von 3—4 gew. Epidz. umst. Deckh. am Bl.-R. in großer Menge, meist 1- bis 3zellig, dickw., gestr., mit breiter Basis. Kurze Drüsenh. in geringer Zahl obers. am Bl.-Gr., mit einz., ei- o. keulenf. K. Mesoph. bif.; Pal.-Gew. meist 2schichtig, kurz- u. breitgl. Par.-Sch. zieml. großz.

Phlox Douglasii Hook.

Howell, Pacific Coast. (H. M.)

Epidz. langgestr., obers. u. unters. mit schwach geb. Seitenr. Kut. meist gestr. Trich. selten; Deckh. am Bl.-Gr., dünnw., fein gestr., 2- bis 3zellig; Drüsenh. kurz, mit einz., keulenf. K. Pal.-Gew. ob. 2-, unt. einsch. Im Mitt.-N. unter dem Holzt. ein starker Str. Skler.-F.; Weichb. in 2 Teile gespalten u. seitlich am Holzt. angel. Sonst wie *Ph. canescens.*

Phlox Drummondii Hook.

Reverchon, Texas. (H. M.)

Epidz. in der F.-A. sehr groß. Sp.-Öffn. beiders. Deckh. meist am Rand, zahlr., 1- bis 6zellig, dickw., gestr., mit br. Sockelz., Tendenz zur Verzweigung zeigend; Drüsenh. beiders. u. am Rand in großer Zahl, langgestielt, mit dickw., gestr., Sockelz.; K. 1-, 2-, 4zellig o. aus 2 Etagen bestehend u. dann 6- o. 8zellig. Endz. nach ob. vorspringend u. ausgesackt. Par.-Sch. wie bei *Phl. amoena.* Sonst wie *Ph. divaricata.*

Phlox glaberrima L.

Hort. Mon.

Am Rand pap. Z. mit stark verd. Außenw. Trich. selten, nur obers. am Bl.-Gr., kurz u. dünnw.; Endz. oft köpfchen- o. keulenf. angeschwollen. Pal.-Gew. zieml. langgestr. Sonst wie *Ph. divaricata.*

Phlox Hoodii Rich.

Bourgeau, Saskatchavan. (H. M.)

Epidz. obers. meist isodiam., unters. stets langgestr., beiders. mit ger. o. schwach geb. Seitenr.; Außenw. dick u. stark quellb.; Innenw. mit spaltenf.

Tüpf.; Kut. oft fein gestr. Sp.-Öffn. fast ausschließlich nur auf der Obers. Deckh. meist nur obers., zahlr., l., dünnw.; vielfach gewunden u. miteinander verflochten. Bl.-B. zentr. Im Bast des N.-Lb. einzelne zerstreute, stark verd. F. Sonst wie *Ph. divaricata*.

Phlox longifolia Nutt.

Suksdorf, Washington. (H. M.)

Epidz. in der Längsr. gestreckt, mit dicken, sehr quellb. Wänden. Hypodermales Gewebe über dem Mitt.-N. u. am Bl.-R. Sp.-Öffn. beiders. Auf der Bl.-Fl. u. am Bl.-R. starke Pap. mit dicker Wand u. höck. Oberfl. Deckh. meist am Bl.-R., zahlr., sehr l., kurzgl., im unteren Teil dickw., gestr. Bl.-B. zentr.; Pal.-Gew. kurzgl., ob. u. unt. meist 3 schichtig. Par.-Sch. großz. u. mehrsch. als Wass.-Gew. ausgebildet. Mitt.-N. durch einzelne Skler.-F. oberh. des Holzt. verstärkt. Sonst wie *Ph. divaricata*.

Phlox maculata L.

Curtiss, n. 2142, Tennessee. (H. M.)

Kut. beiders. mit deutl., grober Streifung. Am Bl.-R. große Pap. mit dicker Wand u. gestr. Oberfl. Trich. meist am Bl.-R. u. auf der Obers. zieml. häuf., dickw., grob gestr., mit Tendenz zur Verzweigung; Endz. manchmal dünnw. u. als eif. K. entwickelt. Pal.-Gew. langgl. N.-Lb. durch Gruppen von Skler.-F. verstärkt. Sonst wie *Ph. divaricata*.

Phlox nana Nutt.

Baker n. 543, Mexiko. (H. M.)

Epidz. mit schwach geb., get., Seitenr. Drüsenh. obers., kurz, mit großem, einz., ellips., K. Pal.-Gew. 3- bis 4 schichtig, ob. etw. länger gestreckt als unt. N.-Lb. im Holzt. u. oberhalb desselben von Partien skler. F.-Z. begl. Sonst wie *Ph. longifolia*.

Phlox ovata L.

Hort. Vindobon. (H. M.)

Kut. beiders. gestr. Sp.-Öffn. nur unters. Trich. meist obers. u. am Bl.-R., nicht bes. häuf., mit gestr. Sockelz.; Endz. meist köpfchena. In den am Bl.-R. befindlichen pap. Z. cystolithena. Prot. an der Außenw. Sonst wie *Ph. divaricata*.

Phlox paniculata L.

Frank, Ohio. (H. M.)

Epidz. obers. mit schwach, unters. mit stark geb. Seitenr.; Kut. obers. fein, unters. deutl. gestr. Sp.-Öffn. nur unters. Deckh. beiders., zahlr., meist 2- bis 4 zellig, dickw., gestr.; Endz. mit massiver Spitze. Lb. des Mitt.-N. im Bastt. mit dickw. Z. Sonst wie *Ph. divaricata*.

Phlox pilosa L.

Mason Bross, Illinois. (H. M.)

Seitenr. der Epidz. obers. schwach, unters. stärker undul. Deckh. beiders. u. am Bl.-R., zahlr., 1- bis 5 zellig, dickw., gestr. Im Lb. des Mitt.-N. einige schwach verd., fasera. Z. Sonst wie *Ph. divaricata*.

Phlox reptans Michx.

Hort. Mon. (H. M.)

Kut. nur am Bl.-R. u. über dem Mitt.-N. gestr. Deckh. nicht beobachtet; Drüsenh. beiders., zieml. häuf., am Bl.-R. mit dickw., gestr. Sockelz.; K. kug., 1- o. 2 zellig. Sonst wie *Ph. divaricata*.

Phlox Roemeriana Scheele.

Reverchon n. 2150, Texas. (H. M.)

Epidz. oft langgestr.; Kut. beiders. meist fein gestr. Sp.-Öffn. beiders. Pap. Z. am Bl.-R. Deckh. beiders., zieml. zahlr., bis 12 Z. l., dickw., gestr.; Drüsenh. oft mit dickw., gestr., Sockelz. Sonst wie *Ph. divaricata.*

Phlox sibirica L.

Baikal. (H. M.)

Epidz. meist langgestr., mit wellig geb. Seitenr. u. gestr. Kut. Sp.-Öffn. beiders. Am Bl.-R. schwach pap. Z. Deckh. sehr lang, mit dickw. Basalz.; Drüsenh. beiders., zieml. häuf. mit einz., manchmal 2zelligem. kug., o. eif. K. Pal.-Gew. kurz- u. breitgl.; Schw.-Gew. dicht. unt. oft palisadena. Im Leitb. des Mitt.-N. oberhalb des Holzt. einige stark verd., weitl. fasera. Z. Sonst wie *Ph. divaricata.*

Phlox speciosa Pursh.

Suksdorf, Washington. (H. M.)

Epidz. oft langgestr. Nur Drüsenh., beiders. u. am Bl.-R. zahlr., mit dickw., fein gestr. Sockelz.; K. von 4 o. 8 rosettenförmig angeordneten Z. gebildet, o. durch Horizontalw. in 2 Etagen geteilt u. dann 6-, 8-, 10- o. 12zellig, ellips. o. verk. kegelf. Pal.-Gew. ob. zieml. langgl. u. meist 3schichtig, unt. kurzgl. u. einsch. Par.-Sch. großz. N.-Lb. ob. u. unt. mit dickw. fasera. Z. Sonst wie *Ph. longifolia.*

Phlox Stellaria Gray.

Patterson n. 4669, Illinois. (H. M.)

Epidz. mit wellig geb. Seitenr. Deckh. am Bl.-R. nicht bes. häuf., 3- bis 5zellig, gestr. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. von rundlichen Z. gebildet, 2schichtig. Par.-Sch. großz. N. ohne Skler. Sonst wie *Ph. longifolia.*

Phlox subulata L.

Kurtiss n. 2150, Florida. (H. M.)

Epidz. mit wellig geb. Seitenr. Drüsenh. beiders., zieml. häuf., mit 2- bis 7zelligem Stiel u. 1- o. 2zelligem, kug. o. eif. K. Pal.-Gew. ob. 2- bis 3schichtig, unt. einsch. Par.-Sch. großz. Im Gefäßb. des Mitt.-N. im Holzt. verholzte Faserz. Sonst wie *Ph. longifolia.*

Gilia.

Von der Gattung *Gilia*, die etwa 115 Arten umfaßt, standen mir 59 Arten zur Verfügung.

Gilia achilleaefolia Benth.

Hort. Mon.

Epidz. meist langgestr., von ger. o. geb. Seitenr. umg. Sp.-Öffn. beiders., von 3—5 gew. Epidz. umst. Trich. beiders. zahlr., dünnw., mit breiten Sockelz.; Deckh. 3- bis 5zellig, manchmal schwache, seitliche Ausstülpungen zeigend; Drüsenh. mit 2- bis 5zelligem Stiel u. 1-, 2- o. 4zelligem, kug. o. ellips. K. Bl.-B. zentr.; Pal.-Gew. ob. u. unt. meist zweischichtig. N.-Lb. mit großz. Par.-Sch.

Gilia aggregata Spreng.

Baker n. 532, Colorado. (H. M.)

Epidz. oft langgestr., in der Fl.-A. groß, beiders. mit stark geb. Seitenr. u. dicker, quellb. Außen- u. Innenw.; Kut. oft gestr. Sp.-Öffn. beiders., von 3—5 gew. Epidz. umg. Deckh. meist obers., zahlr., sehr l. u. miteinander

verflochten, dünnw. u. gestr.; Drüsenh. beiders. zahlr., mit kurzem, gestr. Stiel u. einz., eif., K. Bl.-B. zentr.; Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig, lang- u. schmalgl. N.-Lb. in großz. Wass.-Gew. liegend.

Gilia androsacea Steud.

Parry n. 241, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. in der Längsr. des Bl. gestr., beiders. mit wellig geb. Seitenr. Sp.-Öffn. beiders., von 3—4 gew. Epidz. umg. Deckh. zahlr., beiders. u. am Bl.-R., 1- bis 5zellig, zieml. dickw., feingestr., starr abstehend, mit l. Endz.; Drüsenh. beiders. meist am Bl.-Gr., zahlr., mit 2- bis 5zelligem, gestr. Stiel; K. 1- o. 2zellig u. ellips., o. 4-, 6-, 8- u. mehrz. u. verk. kegelf.; 6- u. mehrz. K. durch Horizontalw. 2et. Bl.-B. zentr.; Pal.-Gew. ob. meist 3schichtig, unt. 2schichtig. Par.-Sch. zieml. großz.; Lb. des Mitt.-N. aus einem Skler.-F.-Kompl., dem nach ob. eine Tr.-Gr., zu beiden Seiten des Holzt. je eine Weichb.-Gr. angel. ist.

Gilia atractyloides Steud.

Parish n. 690, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit zieml. starker Außenw. u. Innenw. u. spaltenf. Tüpf. an der Innenw. Sp.-Öffn. meist auf der Unters., von 2—5 gew., oft verschieden großen Epidz. umg. Deckh. beiders. zahlr., sehr l., bis 10zellig, dünnw., langgl.; Drüsenh. beiders. zahlr., mit 4- bis 5zelligem Stiel u. kug. 1-, 2-, 4- o. mehrz. u. dann 2schichtigem K. Pal.-Gew. ob. u. unt. 2schichtig. Par.-Sch. sehr großz., oft mehrsch. Holzt. sämtl. N. von einem starken Str. Skler.-F. begl. Beim Mitt.-N. Weichb. seitlich in kleinen, einzelnen Gr. angel., die von einigen Tr. begl. werden. Kleine drusenartige Gebilde von oxals. Kalk in jeder Z. des Pal.-Gew. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia aurea Nutt.

Parish n. 251, Kalifornien. (H. M.)

Drüsenh. beiders. meist gegen die Bl.-Sp. zu Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig. N. in großz. Wass.-Gew. eingeb. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia Bigelowii Gray.

Parish n. 213, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit ger. o. schwach geb. Seitenr. u. dicker, stark quellb. Außen- u. Innenw.; letztere mit spaltenf. Tüpf. Deckh. nicht bes. häuf., meist obers. 2- bis 4zellig, zieml. dickw.; Drüsenh. nicht beobachtet. Gegen die Bl.-Sp. zu schwach pap. Z. N.-Lb. in großz. Wass.-Gew. eingeb. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia Bolanderi Gray.

Suksdorf, Washington. (H. M.)

Kut. manchmal gestr. Deckh. meist obers. u. am Rand zahlr., 1- o. 2zellig, zieml. dickw. u. fein gestr.; Drüsenh. mit kurzem, gestr. Stiel u. einz., ellips. K. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia brevicula Gray.

Parish n. 907, Kalifornien. (H. M.)

Außenw. der Epidz. oft höck. ausgebildet. Pal.-Gew. ob. u. unt. 2schichtig. N. von großz. Wass.-Gew. umg. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia californica Benth.

Parry n. 244, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit ger. o. schwach geb. Seitenr. u. dicker, stark quellb. Außenw. u. Innenw.; letztere mit spaltenf. Tüpf. Trich. meist gegen den Bl.-Gr. zu, oft sehr l. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia capitata Sims.

Hort. Mon. (H. M.)

Epidz. meist langgestr., beiders. mit zieml. stark geb. Seitenr. Sp.-Öffn. beiders., von 3—5 gew. Epidz. umg. Deckh. vereinzelt, beiders., meist kurz; Drüsenh. zieml. häuf., beiders. u. am Bl.-R., meist mit gestr. Sockelz. u. 1- o. 2zelligem K. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. meist 2schichtig. N.-Lb. von zieml. großz. Par.-Sch. umg.

Gilia ciliata Benth.

Parish n. 440, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit dicker, stark quellb. Innen- u. Außenw. u. spaltenf. Tüpf. an der Innenw. Deckh. beiders. u. am Bl.-R., sehr zahlr., am Bl.-Gr. sehr l., bis 15zellig, gegen die Bl.-Sp. zu einz., dickw., fein gestr.; Drüsenh. vereinzelt, kurz gestielt, mit mehrz. K. Pal.-Gew. ob. u. unt. 2schichtig. Struktur des Lb.: Holzt. aus einer Tr.-Gr. und einer nach unt. angel. F.-Z.-Gr., seitlich von diesen je eine Weichb.-Gr., durch ein schmales, nach unt. von der Faserzell-Gr. befindliches Weichb.-Band in Verbindung stehend; nach unt. ein kräftiger Skler.-F.-Kompl., zuweilen durch eine schmale, das Weichb.-Band durchsetzende Brücke mit dem Holz-F.-Bündel in Verbindung. Nadelförmige Kristalle in den Z. der Deckh. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia congesta Hook.

Parry, Sierra Nevada. (H. M.)

Epidz. mit ger. o. schwach geb. Seitenr.; Kut. beiders. grob gestr. Deckh. beiders. u. am Bl.-R., zahlr., sehr l., bis 40zellig, dünnw., mit gestr. Kut.; Drüsenh. meist obers. m. l. gestr. Stiel u. einz. kug. o. ellips. K., Trich. an der Basis zweizellreihig, weiter ob. gabelig geteilt, anscheinend durch Verwachsung der Sockelz. benachbarter Trich. entstanden. Im Bastt. des Mitt.-N. einige dickw. F.-Z. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia coronopifolia Pers.

Curtiss n. 2151, Florida. (H. M.)

Epidz. mit schwach o. stark geb. Seitenr. u. gestr. Kut.; Außen- u. Innenw. nicht bes. dick. Trich. vereinzelt, meist am Bl.-Gr., dünnw., gestr.; Deckh. 5- bis 15zellig; Drüsenh. kurz gestielt, mit einz. ellips. K. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia crassifolia Benth.

Pöppig, n. 521, Chile. (H. M.)

Epidz. meist mit schwach geb. Seitenr.; Außen- u. Innenw. normal. Drüsenh. beiders., mit breiter Sockelz. u. 1-, 2- o. mehrz. ellips. o. verk. kegelf. K. Par.-Sch. großz. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia densiflora Benth.

Reineck, Kalifornien, cult. (H. M.)

Deckh. am Bl.-Gr. l., gegen die Bl.-Sp. zu einz.; Drüsenh. meist mit mehrz. K. Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig. N. in großz. Wass.-Gew. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia densifolia Benth.

Epidz. in der Längsr. gestreckt, mit ger. o. schwach geb. Seitenr. u. gestr. Kut.; spaltenf. Tüpf. an der Innenw. Sp.-Öffn. eingesenkt. Deckh. beiders., sehr zahlr., l., dünnw., mit kurzer gestr. Sockelz. u. sehr langer Endzelle, miteinander verflochten. Mitt.-N. u. größere N. im Holz- u. Bastt. mit zahlr. Skler.-F. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia depressa M. E. Jones.

Parish n. 1326, Kalifornien. (H. M.)

Spalt-Öffn. meist unters. Trich. beiders. u. am Bl.-R. zahlr. 2- bis 7zellig, unt. breit- u. langgl., ob. schmal- u. kurzgl., dünnw., u. fein gestr.; Endz. köpfchena. Pal.-Gew. meist 2schichtig. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia dianthoides Endl.

Parish n. 36, Kalifornien. (H. M.)

Trich. meist am Bl.-Gr., reichl., dünnw., gestr., mit Tendenz zur Verzweigung o. sympodialen Bau; Deckh. 3- bis 15zellig, Drüsenh. mit 1- bis 6zelligem Stiel u. einz. ellips. K. Pap. Z. am Bl.-R. Pal.-Gew. beiders. meist 2schichtig. N. von sehr großz. Wass.-Gew. umg. Skler. O. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia dichotoma Benth.

Parish n. 901, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit ger. o. schwach geb. Seitenr. u. zieml. stark quellb. Wänden; Innenw. mit spaltenf. Tüpf. Trich. selten, gegen den Bl.-Gr. zu, meist kurz, dickw., fein gestr.; Drüsenh. mit einz., kug. K. Pap. Z. gegen die Bl.-Sp. zu, oft mit cystolithena. Verd. Pal.-Gew. meist 2schichtig. N. in großz. Wass.-Gew. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia divaricata Torr.

Kusby, Arizona. (H. M.)

Epidz. zieml. groß, beiders. mit winkelig geb. Seitenr. Sp.-Öffn. beiders., von 3—4 gew. Epidz. umg. Trich. beiders., sehr zahl., 2- bis 6zellig, zieml. dickw., grob warz. gek.; Endz. manchmal dünnw. u. keulenf. Bl.-B. als bif. zu bezeichnen; Pal.-Gew. meist 2schichtig; Schw.-Gew. dicht. Par.-Sch. großz. Zahlr. feine Krist.-Nädelchen im Meseph.

Gilia filifolia Nutt.

Palmer n. 705, Kalifornien. (H. M.)

Sp.-Öffn. nicht eingesenkt. Sonst wie *S. densifolia.*

Gilia floccosa Gray.

Parish n. 691, Kalifornien. (H. M.)

Sp.-Öffn. nicht eingesenkt. Z. der Deckh. mit zahlr., kleinen, kegelf. Ausstülpungen. Kleine, nadelförmige u. rhomboëdrische Krist. in den beiders. Epidz. Sonst wie *G. densifolia.*

Gilia glomeriflora Gray.

Pringle n. 6889, Mexiko. (H. M.)

Epidz. meist isodiam., zieml. hoch, mit schwach geb. Seitenr. u. beiders. gestr. Kut. Deckh. meist gegen den Bl.-Gr. zu; Endz. manchmal köpfchen- o. keulenf. Holz- u. Bastt. des Mitt.-N. mit einzelnen verd. F.-Z. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia grandiflora Gray.

Suksdorf, Washington. (H. M.)

Epidz. obers. mit stark, unters. mit sehr stark wellig geb. Seitenr. u. dicken, stark quellb. Wänden. Drüsenh. mit dickw., gek. Sockelz. u. einz., ellips. K. Pal.-Gew. kurzgl., meist 3schichtig. Krist. O. Sonst wie *G. divaricata.*

Gilia Harknessii Curran.

Suksdorf n. 165, Washington. (H. M.)

Epidz. mit dicken, stark quellb. Wänden; spaltenf. Tüpf. an der Innenw.; Kut. öfters fein gestr. Trich. meist am Bl.-Gr., nicht häuf., zieml. dickw.; Deckh. am Bl.-Gr., mehrz., gegen die Bl.-Sp. einz.; Drüsenh. kurz, mit einz. ellips. K. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia incisa Benth.

Pringle n. 8293, Texas. (H. M.)

Epidz. beiders. mit sehr stark geb. Seitenr. u. dicker, quellb. Außenw. Deckh. nicht beobachtet; Drüsenh. mit br., stumpf kegelf. Sockelz. u. einz. K. Sonst wie *G. capitata.*

Gilia inconspicua Dougl.

Hort. Mon. (H. M.)

Epidz. meist langgestr., beiders. mit zackigen Seitenr. Sp.-Öffn. beiders. von 3—5 gew. Epidz. umg. Trich. beiders. sehr zahlr., dünnw., fein gestr., mit breiter Sockelz.; Deckh. 1- bis 10zellig; Drüsenh. mit 2- bis 8zelligem Stiel u. 1-, 2-, 4- o. 8zelligem, kug. o. ellips. K. Bl.-B. bif.; Pal.-Gew. meist 2schichtig; Schw.-Gew. dicht. N. von großz. Wass.-Gew. umgeben.

Gilia intertexta Steud.

Howell, Pacific Coast. (H. M.)

Epidz. langgestr. mit ger. o. wellig geb. Seitenr.; Kut. beiders. warz. gek. Sp.-Öffn. beiders. von 3—4 Epidz. umst. Trich. meist obers. gegen den Bl.-Gr. zu, zieml. dünnw., mit gek. Kut.; Deckh. meist 2- bis 3zellig; Drüsenh. mit 3—5zelligem Stiel u. einz., ellips. K. Bl.-B. zentr.; Pal.-Gew. meist 2schichtig. N. von großz. Wass.-Gew. umg. Verkieselte cystolithena. Prot. an der Außenw. der gegen die Bl.-Sp. zu gelegenen Epidz.

Gilia laciniata Ruiz et Pav.

Frömbling, Chile. (H. M.)

Drüsenh. meist mit 2- bis 3zelligem Stiel u. einz., ellips. K. Bl.-B. zentr.; Pal.-Gew. 2schichtig. Sonst wie *G. inconspicua.*

Gilia Larseni Gray.

Suksdorf n. 385, Washington. (H. M.)

Epidz. mit schwach geb. u. get. Seitenr. Stellenweise hypodermales Gewebe. Trich. beiders. zahlr., aus tonnenförmigen Z. bestehend; Drüsenh. mit 2- bis 12zelligem gestr. Stiel, u. 1- o. 2zelligem, kug. o. ellips. K. Bl.-B. als zentr. zu bezeichnen. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia latiflora Gray.

Parish n. 1592, Kalifornien. (H. M.)

Kut. u. Trich. nicht gestr. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia latifolia Wats.

Parish n. 253, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. meist mit schwach geb. Seitenr. u. dicker, quellb. Außenw. Nur Drüsenh. mit langgl., 2- bis 10zelligem Stiel; K. 1-, 2-, 4-, 8- u. mehrz. u. dann 2et., kug. o. verk. kegelf. Sonst wie *G. inconspicua.*

Gilia Lemmoni Gray.

Parry n. 243, Kalifornien. (H. M.)

Sp.-Öffn. etw. erhöht liegend. Drüsenh. kurz gestielt, mit länglichem, einz. K. Pal.-Gew. 1- bis 2schichtig. N. in großz. Wass.-Gew. liegend. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia leucocephala Gray.

Jones n. 2809, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit dicker, quellb. Außenw. u. Innenw. Deckh. dickw., 1- bis 7zellig; Drüsenh. kurz gestielt mit 1-, 2- o. 4zelligem, kug. K. Lb. des Mitt.-N. von einem starken Str. Skler.-F. begl.; Spiral-Tr. u. Weichb. seitlich zus. in einzelnen kleinen Gr. angel. Sonst wie *G. intertexta.*

Gilia linearis Gray.

Patterson n. 248, Kolorado. (H. M.)

Epidz. oft langgestr. Deckh. meist 2zellig; Drüsenh. kurz gestielt mit einz. K., o. mit 3- bis 6zelligem, langem Stiel u. 2-, 4-, 8- o. vielz., kug. o. verk. kegelf. K.; mitunter K. durch Horizontalw. 2- bis 3et. Krist. O. Sonst wie *G. divaricata.*

Gilia liniflora Benth.

Suksdorf, Washington. (H. M.)

Epidz. mit spaltenf. Tüpf. an der Innenw. u. dicker, quellb. Außen- u. Innenw. Deckh. sehr dickw., meist nur einz., mit massiver Spitze; Drüsenh. kurz gestielt, mit einz., ellips. K. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia Mathewsii Gray.

Parish n. 925, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit dicker, stark quellb. Innen- u. Außenw. u. spaltenf. Tüpf. an der Innenw. Sehr dickw. u. massive pap. Z. Deckh. beiders. zahlr., dünnw., meist sehr l. (bis 20zellig); Drüsenh. mit 2- bis 15zelligem Stiel u. einz. ellips. K. Pal.-Gew. 2- bis 3schichtig. Gefäßb. des Mitt.-N. u. der größeren N. mit Skler.-F. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Gilia micrantha Steud.

Parish n. 427, Kalifornien. (H. M.)

Außenw. der Epidz. zieml. dick u. quellb. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia minima Gray.

Suksdorf, Washington. (H. M.)

Trich. l., bis 6zellig, oft mit keulenf. Endz. Sonst wie *G. intertexta.*

Gilia multicaulis Benth.

Hort. Mon. (H. M.)

Kut. gestr. Trich. am Bl.-Gr. zahlr., gestr.; Deckh. bis 7zellig; Drüsenh. 3-10zellig, mit 1-, 2- o. 4zelligem, ellips. K. Sonst wie *G. capitata.*

Gilia multiflora Nutt.

Baker n. 538, Kolorado. (H. M.)

Epidz. in der Fl.-A. meist isodiam., im Querschn. zieml. hoch, mit schwach undul. Seitenr. u. dicker Außenw.; Kut. beiders. fein gestr. Trich. meist am Bl.-Gr. vereinzelt; Drüsenh. mit einz., kug. K. Sonst wie *G. inconspicua.*

Gilia Navarretia Steud.

Neger, Chile. (H. M.)

Epidz. mit zieml. dicker Innen- u. Außenw. u. spaltenf. Tüpf. an der Innenw. Trich. dickw., mit sehr fein gek. Kut. Lb. des Mitt.-N. ob. u. unt. von weitl. verholzten F.-Z. begl. Zahlr. kleine, nadelförmige u. prismatische Krist. in den Haaren u. Epidz. Sonst wie *G. intertexta.*

Gilia Parishii Pet.

Parish n. 634, Kalifornien. (H. M.)

Deckh. nicht beobachtet; Drüsenh. beiders. häuf., oft sehr lang gestielt, dünnw. mit einz., kug. K. N. in sehr großz. Wass.-Gew. eingeb. Sonst wie *G. chilleaefolia.*

Gilia Parryae Gray.

Lemmon n. 1141, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit dicker, quellb. Innen- u. Außenw. u. spaltenf. Tüpf. an der Innenw. Starke, dickw. Pap., beiders. gegen den Bl.-Gr. Deckh. 1- bis 5zellig: Drüsenh. mit einz., ellips. K. Pal.-Gew. sehr kurzgl. N. in großz. Wass.-Gew. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia pinnatifida Nutt.

Fendler n. 655, Mexiko. (H. M.)

Epidz. mit schwach wellig geb. Seitenr. Deckh. nur auf der Obers. gegen den Bl.-Gr. zu, zahlr., dickw., 2- bis 10zellig, oft mit urnenförmiger Gestalt: Sockelz. meist eingeschnürt: Endz. stumpf kegelf.: Drüsenh. mit dickw., gestr. 2- bis 10zelligem Stiel u. 4- bis vielz., kug. o. verk. kegelf. K.; letzteres durch Horizontalw. 2-, 3- o. 4et. In der Mitte des Bl. lockeres Schw.-Gew. Par.-Sch. großz. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia polycladon Torr.

Pringle n. 4411, Mexiko. (H. M.)

Epidz. mit ger. o. schwach geb. Seitenr. u. gestr. Kut. Schwache, dickw. Pap. an der Bl.-Sp. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia Pringlei Pet.

Palmer n. 393, Kalifornien. (H. M.)

Pal.-Gew. kurzgl. Krist. 0. Sonst wie *G. divaricata.*

Gilia pungens Benth.

Epidz. mit ger. o. schwach geb., get. Seitenr. u. dicker, quellb. Innen- u. Außenw.: spaltenf. Tüpf. an der Innenw. Kurze, massive Pap. beiders. u. am Bl.-R. Deckh. 3- bis 15zellig; Drüsenh. mit 1-, 2- o. 4zelligem, kug. K. Pal.-Gew. meist 2schichtig. Z. der Par.-Sch. im Querschn. hufeisenförmig verd., mit stark verd. u. verholzten inneren Tangential- u. Radialwänden. Bastt. in zwei Teile gespalten, die zu beiden Seiten in den Skler.-Kompl. eingefügt sind. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia pusilla Benth.

Parish n. 1413, Kalifornien. (H. M.)

Kut. gestr. Deckh. gestr. u. gek. Drüsenh. mit ellips., einz. K. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia rigidula Benth.

Pringle n. 8288, Mexiko. (H. M.)

Kut. beiders. gestr. Deckh. nicht beobachtet; Drüsenh. mit sehr dickw. gestr., 2- bis 5zelligem Stiel u. einz., kug. K. Par.-Sch. sehr großz. Mitt.-N. im Holz- u. Bastt. mit zahlr., stark verd. F.-Z. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia Schottii Gray.

Parish n. 224, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit ger. o. geb. Seitenr., meist sehr langgestr.; Kut. nicht gestr. Pap. Z. an den Bl.-Zähnen. Trich. mit glatter Oberfl.; Deckh. 3- bis 10zellig. Pal.-Gew. 1- bis 2schichtig. Par.-Sch. sehr großz. Lb. des Mitt.-N. ob. u. unt. mit verholzten, weitl. F. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia setosissima Gray.

Palmer n. 203, Kalifornien. (H. M.)

Deckh. mit Tendenz zur Verzweigung. Sonst wie *G. Schottii.*

Gilia squarrosa Hook.

Howell, Oregon. (H. M.)

Epidz. mit dicker, quellb. Außen- u. Innenw. Deckh. nicht beobachtet; Drüsenh. lang gestielt, dünnw., mit großem kug. K. Mitt.-N. u. größere N. mit Skler.; Weichb. u. Tr. zu beiden Seiten des Skler.-Kompl. in kleinen Gr. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia tenella Benth.

Howell, Pacific Coast. (H. M.)

Epidz. mit zieml. starker Außenw.; Kut. oft gestr. Drüsenh. dünnw., mit einz., ellips. K. Pal.-Gew. meist 2schichtig. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia tenerrima Gray.

Jones n. 2424, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mit wellig geb. Seitenr. Deckh. nicht beobachtet. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Gilia tricolor Benth.

Hort. Mon. (H. M.)

Kut. meist gestr. Deckh. 3- bis 10zellig, gestr. Sonst wie *G. capitata.*

Gilia valdiviensis Griseb.

Lechler n. 417, Chile. (H. M.)

Epidz. beiders. mit zackigen Seitenr. u. gestr. Kut. Deckh. 2- bis 5zellig, gestr.; Drüsenh. mit einz., ellips. K. Sonst wie *G. capitata.*

Gilia virgata Steud.

Parish n. 1478, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. langgestr., mit ger. o. schwach geb. Seitenr.; spaltenf. Tüpf. an der Innenw. An der Bl.-Sp. schwach pap. Z. Deckh. mit gestr. Sockelz., 2- bis 4zellig. Gefäßb. des Mitt.-N. u. der Rand-N. von Skler.-F. begl. Sonst wie *G. aggregata.*

Gilia viscidula Gray.

Parish n. 692, Kalifornien. (H. M.)

Epidz. mittelgroß, mit sehr stark wellig geb. Seitenr. Sp.-Öffn. beiders. von 3—5 gew. Epidz. umg. Drüsenh. oft lang gestielt; K. sehr groß u. scheibenförmig. Bl.-B. zentr. Krist. O. Sonst wie *G. atractyloides*.

Über das angebliche Vorkommen von Cystolithen bei *Phlox carolina*.

Wie schon in der Einleitung erwähnt wurde, bildete die Beobachtung von Cystolithen in der Wurzel einer als „*Phlox carolina*" bezeichneten Verfälschung von Radix *Spigeliae marylandicae* durch Greenish (l. c.) den Ausgang zu den vorliegenden Untersuchungen. Greenish hat die typisch ausgebildeten, länglichen Cystolithen zahlreich in der Wurzelrinde angetroffen. Nachdem nun einerseits in keinem Organ irgend einer *Phlox*-Art, oder einer anderen Polemoniacee — auch nicht in den von mir zur Untersuchung herangezogenen *Phlox*-Wurzeln — echte Cystolithen gefunden worden sind, glaube ich zum Schluß berechtigt zu sein, daß typische Cystolithen bei den Polemoniaceen nicht vorkommen und sohin die von Greenish untersuchte und *Phlox carolina* zugezählte Droge keiner *Phlox*-Art und überhaupt keiner Polemoniacee, sondern einer anderen Familie zugehört. In erster Linie käme da vielleicht die Familie der Acanthaceen in Betracht, bei welcher nicht nur ähnlich gestaltete Cystolithen, sondern auch gegenständige Blätter wie bei *Phlox* und bei bestimmten Genera *Phlox*-ähnliche Blüten vorkommen.

Außer der Angabe von Greenish existiert übrigens, wie gleichfalls schon kurz in der Einleitung berührt wurde, noch eine zweite, neuere über das Vorkommen von Cystolithen bei *Phlox carolina*, nämlich in der Arbeit von Morelle (in Perrot, Travaux du Labor. de mat. méd. de l'école sup. de pharm. de Paris, II, 1904, I. part., p. 144—146), welche die vergleichende Anatomie der Gelsemieen und Spigelieen zum Gegenstand hat. Anknüpfend an die Beobachtung von Greenish hat Morelle ein im Herbar des Muséum d'histoire naturelle in Paris befindliches und als *Phlox carolina* bezeichnetes Exemplar rücksichtlich seiner Stengel- und Blattstruktur untersucht und hat in der primären Rinde und im Mesophyll spärliche, aber typische Cystolithen (s. seine Fig. 36) angetroffen, außerdem (S. 145) charakteristische, einzellige Trichome, mit Tendenz zur Verzweigung an Stengel und Blatt, eine großzellige, mit Caspary'schen Punkten an den Radiärwänden versehene Endodermis, einen von Blattfasern gebildeten, kontinuierlichen Pericykelring, der stellenweise mit seinen Faserzellen bis zum Holzring vorspringt und dadurch den Weichbast auf dem Stengelquerschnitt in einzelne tangentiale Bänder zerlegt. Wenn diese anatomischen Angaben Morelles richtig sind, so kann nach meiner Ansicht, auch mit Rücksicht auf meine unten folgenden Daten über die Stengel-

struktur von *Phlox*[1]) die von Morelle untersuchte Pflanze ebenfalls keine *Phlox* und keine Polemoniacee sein. Um dies endgültig zu entscheiden, habe ich versucht, mich in den Besitz eines Blattes des von Morelle untersuchten und im Pariser Museum befindlichen Exemplars zu setzen, — leider nicht mit dem entsprechenden Erfolg. Ich erhielt nämlich aus dem Museum ein Blatt, von dem nicht sicher anzunehmen ist, ob es der von Morelle untersuchten Pflanze zugehört hat. Dieses Blatt zeigte nämlich zwar ähnliche Trichome, wie sie Morelle für seine *Phlox carolina* beschreibt, Trichome, welche merkwürdigerweise auch bei *Phlox*-Arten vorkommen, aber keine Cystolithen. Das Blatt erwies sich in seiner Struktur, auch in dem Auftreten der verzweigten Haare zugehörig zu der von mir untersuchten *Phlox maculata* L. und zu dieser *Phlox maculata* L. gehört auch *Phlox carolina* „Walt.“[2]) gemäß dem Kew Index als Synonym.

Ich gehe nun noch zur Beschreibung der Droge von Greenish über, von welcher ich Material durch die Güte des Herrn Prof. Radlkofer in München erhielt, dem seinerzeit die Droge zugekommen ist, und hebe hierbei insbesondere die anatomischen Merkmale der Droge hervor, welche gegen die Zugehörigkeit der Droge zu den Polemoniaceen sprechen. Die Droge besteht aus Rhizomstücken, die mit ziemlich langen, dünnen Adventivwurzeln besetzt sind. An dem oberen Ende eines Rhizomstückes ließ sich noch konstatieren, daß die Blätter der Stammpflanze gegenständig sind, und weiterhin ließen sich auch Knospen auffinden, an deren Teilen die von Morelle für seine „*Phlox carolina*“ hervorgehobenen Trichome nicht nachgewiesen werden konnten, leider auch nicht Stomata, so daß der Spaltöffnungstypus der Stammpflanze sich auch nicht eruieren ließ. Von den anatomischen Charakteren der Droge ist in erster Linie nochmals das Vorkommen von verkalkten länglichen Cystolithen in der primären Rinde der Wurzel und des Rhizoms hervorzuheben. In zweiter Linie enthält das Rhizom, namentlich in den Markstrahlzellen des Bastteils Kristallnädelchen von oxalsaurem Kalk in sehr großer Menge. Solche Kristallnädelchen sind zwar von mir vereinzelt im Blattparenchym einiger Polemoniaceen, nicht aber bei *Phlox* und hier auch nicht in der Wurzel angetroffen worden. Weiter treten auch ganz bedeutende Unterschiede in der Gefäßbündelstruktur der Wurzel auf. Bei

---

[1]) Die Stengel der von mir geprüften *Phlox*-Arten (*Phlox maculata* und *ovata*) haben zwar auch eine großzellige und mit Casparyschen Punkten versehene Endodermis, während aber die Faserzellen im Pericykel fehlen und sohin auch die charakteristische Kammerung des Phloëms. Dafür ist bei *Phlox* der innere Teil des primären Rindengewebes kollenchymatisch ausgebildet. Holzring und insbesondere das primäre Holz, sowie die Markbeschaffenheit ist allerdings ganz ähnlich wie auf dem von Morelle gezeichneten Stengelquerschnitt.

[2]) „*Phlox carolina*“ ist, wie hier bemerkt sein mag, auch ein Synonym anderer Arten: *Phl. carolina* L. gehört zu *Phl. ovata* L., *Phl. carolina Sims.* zu *Phl. glaberrima* L., *Phl. carolina Sweet* zu *Phl. floridana Bth.* Von diesen habe ich *Phl. ovata* L. und *glaberrima* L. untersucht, bei beiden aber die verzweigten Trichome nicht angetroffen.

den von Wölfel, sowie bei den von mir untersuchten *Phlox*-Arten ist das Gefäßbündelsystem der Wurzel meistenteils diarch, selten triarch. Die Wurzel der Greenish'schen Droge zeigt hingegen ein fünfstrahliges Gefäßbündelsystem. Ferner sind bei der Droge im Bastteil von Rhizom und Wurzel primäre und sekundäre Bastfasern vorhanden, während solche bei *Phlox* fehlen. Schließlich ist noch anzuführen, daß in der primären Rinde von Wurzel und Rhizom der Droge auch in axiler Richtung gestreckte, stabzellenartige Steinzellen vorkommen.

Samenstruktur.

Allgemeiner Teil.

Exomorphe Beschaffenheit des Samens.

Die Samen der Polemoniaceen gehen durchweg aus anatropen Samenanlagen hervor und sind meist zu mehreren bis vielen, selten einzeln *(Bonplandia)*, in Kapselfrüchten eingeschlossen. Sie sind im allgemeinen ziemlich flach und länglich. Ihr Längsdurchmesser ist gewöhnlich zweimal so groß als der Breitendurchmesser. Die näheren Formverhältnisse hängen meist mit der Samenzahl der Frucht zusammen. Samen, die einzeln *(Bonplandia)* oder zu zwei bis drei (wie bei *Collomia*), oder zu zwei bis sechs (wie bei *Loeselia*) in einer Kapsel auftreten, sind annähernd ellipsoidisch und dabei etwas zusammengedrückt. Eine ähnliche Gestalt zeigen die Samen der *Phlox*-Arten, welche aber verhältnismäßig breit und ziemlich flach sind. Von den Samen, die zu vielen in derselben Kapsel vorhanden sind (Samen von *Polemonium, Gilia, Cobaea, Cantua)*, besitzen zunächst die flügellosen Samen von *Polemonium* und *Gilia* eine unregelmäßige Gestalt. An der Seite, wo sie der Fruchtwand anliegen, haben sie konvexe Flächen, an den übrigen Seiten, mit welchen sie in der Frucht gegenseitig in Berührung standen, sind sie meist mit scharfen Ecken und Kanten oder mit unregelmäßigen Flächen ausgestattet. Die Samen der beiden Gattungen *Polemonium* und *Gilia* unterscheiden sich voneinander dadurch, daß bei *Polemonium* die Samen durchgehends etwas gebogen und mit scharfen Kanten versehen sind, bei *Gilia* dagegen zum größten Teil stumpfkantig oder mit unregelmäßigen Erhebungen besetzt sind. Flache, mit typischem, breitem Flügel versehene Samen kommen den Gattungen *Cobaea* und *Cantua* zu; der Flügel kann dabei allseitig ungefähr gleichmäßig, wie z. B. bei *Cobaea scandens*, oder einseitig nach Art des Koniferensamenflügels, so z. B. bei *Cantua buxifolia* entwickelt sein. Im Anschluß an diese geflügelten Samen von *Cantua* und *Cobaea* mag noch bemerkt sein, daß die Andeutung von einem Flügel oder flügelartigen Samen auch bei den Samen von *Bonplandia* und *Loeselia* zu beobachten ist.

Die Größenverhältnisse der Samen schwanken in der Länge zwischen 1 und 18 mm, in der Breite zwischen 0,5 und 12 mm.

Im folgenden soll für einzelne Vertreter der verschiedenen Gattungen die Größe der Länge und Breite des Samens angegeben werden:

Cobaea scandens	16—18 mm,	10—12 mm
Cantua buxifolia	8—11 „	3—5 „
Bonplandia geminiflora . . .	4—5 „	1—2 „
Collomia grandiflora	3—4 „	2 „
Collomia linearis	3 „	1,25 „
Phlox paniculata	4 „	2,5 „
Phlox Drummondii	2,5 „	1,5 „
Polemonium humile	2,5 „	1,5 „
Gilia coronopifolia	2,5—3 „	1,5 „
Gilia polycladon	2 „	1 „
Loeselia glandulosa	2 „	1 „
Loeselia coerulea	1 „	0,75 „

Die Farbe der Samen ist braun, und zwar hell- oder dunkelbraun bis schwarz. Selten (bei *Phlox*-Samen) erscheint die Samenschale grau gefärbt.

Die Oberflächenbeschaffenheit der Samen ist meist uneben. Entweder finden sich zahlreiche, sehr kleine, punktförmige oder wellige Erhebungen und Vertiefungen der Oberfläche, welche der Samenschale ein mattes Aussehen verleihen (*Collomia, Polemonium, Bonplandia, Loeselia* und *Cantua*); oder die Oberfläche ist grob warzig bis höckerig. Sehr stark runzelig und unregelmäßig faltig sind z. B. die untersuchten *Phlox*-Samen, querrunzelig der Same von *Gilia polycladon,* unregelmäßig höckerig die Samen von *Gilia achilleaefolia, capitata, laciniata* und *tricolor.* Scheinbar behaart erweist sich die Samenschale der geflügelten Samen von *Cobaea scandens* und *Cantua buxifolia* am eigentlichen Samenkörper, eine Erscheinung, die durch die auseinander getretenen haarartigen oder papillösen Epidermiszellen der Samenschale (s. später) hervorgerufen wird. Ferner lassen einige Samen *(Gilia coronopifolia, depressa, leucocephala* und *Matthewsii* eine sehr kleinwabige Struktur auf ihrer Oberfläche erkennen, die durch die besonders großen Zellen der sog. mechanischen Zelllage oder der Pigmentschichte verursacht wird und meist schon mit bloßem Auge zu sehen ist.

Die Oberfläche fast sämtlicher Samen wird von einer meist stark quellenden, verschleimten Epidermis gebildet. In Wasser erscheinen die Samen von einer weißen, gallerteartigen und klebrigen Schleimmasse umgeben, die den Zweck hat, einerseits der Wasseraufnahme zu dienen, andrerseits den Samen an das Keimbett zu befestigen.

Nährgewebe ist stets vorhanden. Dasselbe ist meist nicht besonders kräftig entwickelt und umschließt den Embryo völlig. Ein etwas reichlicher ausgebildetes Nährgewebe findet sich bei *Phlox* und *Polemonium.*

Was die Keimlinge der untersuchten Polemoniaceensamen betrifft, so zeigen sie, da meist nur ein gering entwickeltes Nährgewebe vorhanden ist, ungefähr die Gestalt und die Größenverhältnisse der Samen. Der Keimling ist gerade und besitzt meist

ein mehr oder weniger scharf abgesetztes Würzelchen. Dasselbe hat sehr oft ungefähr die gleiche Länge wie die Kotyledonen, seltener (bei der Gattung *Cobaea*) ist es auffallend kurz. Die Kotyledonen sind ziemlich breit und oval oder herzförmig gestaltet.

Anatomische Struktur des Samens.

Die Samenschale setzt sich bei der Mehrzahl der untersuchten Arten, nämlich bei den Gattungen *Bonplandia, Cantua, Collomia* und *Polemonium,* sowie bei den meisten *Gilia*-Arten aus drei verschiedenen Geweben zusammen, aus der Epidermis, einigen Lagen zusammengedrückter Zellen und der Pigmentschichte. In etwas anderer Weise verhalten sich die Genera *Cobaea, Loeselia* und *Phlox,* ferner einige *Gilia*-Arten, wie *Gilia coronopifolia, depressa, Matthewsii* und *polycladon.* Bei *Cobaea* sind vier verschiedene Gewebe an der Bildung der Samenschale beteiligt, indem zwischen der Epidermis und den zusammengedrückten Zelllagen noch ein etwa fünfschichtiges Gewebe aus verholzten, weitlumigen Parenchymzellen eingeschoben ist. Weiter besteht die Samenschale von *Loeselia* und den oben erwähnten *Gilia*-Arten ebenfalls aus vier Geweben, und zwar aus einer Epidermis, einer sog. mechanischen Zelllage, deren Zellen meist mit eigentümlichen Wandverdickungen ausgestattet sind, aus einigen Schichten kollabierter Zellen und der Pigmentschichte. Bei *Phlox* endlich wird die Samenschale nur von der Epidermis und einigen zusammengedrückten Zelllagen gebildet.

Was nun die Epidermis betrifft, so ist zunächst vorauszuschicken, daß fast alle Polemoniaceen eine mehr oder weniger verschleimte und quellbare Samenepidermis aufweisen. Bei *Phlox,* wo diese typische Verschleimung fehlt, hat sich durch Reaktion mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure nachweisen lassen, daß bestimmte Wandteile der Epidermiszellen dieselbe Hellblaufärbung geben wie der typische, stark quellende Schleim der anderen Gattungen.

Die Gestalt der Epidermiszellen ist in feuchtem, gequollenem Zustand eine wesentlich andere als in trockenem. An gequollenem Material erscheinen die Epidermiszellen von der Fläche gesehen polygonal, auf dem Querschnitt in der Regel mehr oder weniger palisadenartig gestreckt. Im übrigen finden sich auch innerhalb derselben Gattung bei verschiedenen Arten alle Übergänge von hohen und schmalen, prismatischen Zellen bis zu kürzeren Zellen mit ungefähr gleichem Höhen- und Breitendurchmesser, und schließlich bis zu niedrigen, plattenförmigen Zellen. Folgende Tabelle auf Seite 47 soll einige Angaben über die Größen- und Gestaltsverhältnisse der Epidermiszellen geben.

Besonders gestaltete Epidermiszellen kommen bei *Cantua buxifolia, Cobaea scandens, Phlox Drummondii* und *Gilia dichotoma* vor. Bei *Cantua buxifolia* sind die ziemlich langgezogenen, tonnenförmigen Epidermiszellen am oberen Ende konvex vorgewölbt und frei, wodurch eine scheinbare Behaarung der Samenoberfläche erzeugt wird. In ähnlicher Weise sind die niedrigen, plattenförmigen

Zellen prismatisch.

	Höhe μ	Breite μ
Gilia divaricata	600	40
Gilia rigidula	450	20
Collomia aristella	300	35
Gilia achilleaefolia	120	30
Gilia congesta	75	20
Gilia tenerrima	75	75
Gilia coronopifolia	50	20
Polemonium grandiflorum	30	35
Phlox Drummondii	25	45
Gilia dichotoma	20	35
Phlox paniculata	20	100

Zellen tonnenförmig-spindelförmig.

	Höhe μ	Größte Breite μ
Cobaea macrostemma	350	150
Cobaea scandens	300	150
Cantua buxifolia	150	60

Epidermiszellen von *Gilia dichotoma* und *Phlox Drummondii* nach oben schwach vorgewölbt und im oberen Teil frei. Bei *Cobaea scandens* sind die einzelnen, tonnenförmigen Epidermiszellen vollständig auseinander getreten und bilden haarartige Körper, die der Samenschale gleichfalls ein behaartes Aussehen verleihen.

An trockenen Samenquerschnitten oder an solchen, die in Alkohol liegen, bildet die Epidermis eine glashelle, fast homogene Membran, die keine deutliche Zellstruktur, sondern nur kleine Risse und Hohlräume aufweist, welche von den zusammengefallenen Zelllumina herrühren. Die Dicke dieser Membran schwankt zwischen 10 und 100 μ. Bringt man zu den in Alkohol liegenden Schnitten langsam Wasser, so quillt die Epidermis allmählich, indem sich die zusammengefallenen Zellen aufrichten und jetzt deutlich ihren Bau erkennen lassen. Der Grad der Quellbarkeit ist bei den einzelnen Arten ein verschiedener. So beträgt bei der Epidermis von *Bonplandia geminiflora* die Dickenzunahme etwa das Fünfzehnfache der ursprünglichen Dicke, bei *Gilia Harknessii* nur etwa das Zwei- bis Dreifache.

Diese Quellbarkeit hängt damit zusammen, daß bei den meisten Arten der unter der Kutikula gelegene Teil der Außenwand, sowie die Seitenwände — diese bis auf ein dem Zelllumen anliegendes Spiralband — verschleimt sind; die Innenwände der Epidermiszellen sind nicht verschleimt. Die bei der Quellung hervortretenden

Spiralen haben die physiologische Aufgabe, die klebrigen, verquollenen Schleimmassen am Samen festzuhalten. Sie bilden, wie schon gesagt wurde, meist den innersten, das Zelllumen umgebenden Teil der Wand, während der Schleim sich zwischen den Spiralgängen und hauptsächlich außerhalb der Spirale befindet. Eine Ausnahme hiervon ist bei *Gilia Larseni* und einigen *Polemonium*-Arten zu verzeichnen, bei welchen die Hauptmasse des Schleims innerhalb der Spirale liegt und die Spiralen der hier deutlich hervortretenden, nicht verschleimten Primärlamelle anliegen. Die Spiralen bleiben mit der nicht in Schleim umgewandelten Innenwand (Bodenfläche) der Epidermiszellen fest in Verbindung und werden durch die Quellung in die Länge gezogen. In der Regel lösen sie sich in gequollenem Zustand in zwei gleichlaufende, dünnere Bänder auf. Die Dicke der Spiralen beträgt etwa 1—6 μ. Sehr feine, zarte Spiralen (1—2 μ) sind für *Gilia depressa, Matthewsii, polycladon* und *Schottii* charakteristisch. Die meisten Arten führen in den Epidermiszellen ziemlich feine Spiralen von ungefähr 2—4 μ Dicke. Grobe Spiralen (4—6 μ) sind bei mehreren Arten (*Cobaea scandens; Collomia gilioides, linearis; Gilia divaricata, grandiflora, incisa, linearis, rigidula*) vorhanden. Mitunter finden sich, so bei der Gattung *Loeselia*, in jeder Epidermiszelle zwei konzentrische Systeme von gleichlaufenden Spiralen, nämlich eine innere, sehr feine und lange, mit zahlreichen Windungen und eine äußere, gröbere und kurze mit wenig Umgängen. Bei der starken Quellbarkeit der Zellen kann die kürzere Spirale der Dehnung nicht folgen und wird dabei in einzelne Stücke zerrissen. An Stelle der Spiralen treten bei verschiedenen Arten (*Collomia gilioides, linearis; Gilia achilleaefolia, incisa, Schottii, tricolor*) in einzelnen Zellen öfters dickere oder dünnere Ringe auf. Eine Rückbildung der Spiralen zeigen die Epidermiszellen von *Gilia leucocephala* und *minima;* bei beiden Arten sind nur kurze, steil spiralig verlaufende Bänder oder Schleifen vorhanden. Schließlich zeichnen sich auch einige Arten (*Gilia dichotoma, Harknessii* und *Phlox*) durch das Fehlen von Spiralen in den Epidermiszellen aus. Was die chemische Beschaffenheit der Spiralen betrifft, so ist hervorzuheben, daß dieselben aus reiner Zellulose bestehen. Mit Jodjodkaliumlösung und verdünnter Schwefelsäure geben sie die Dunkelblaufärbung; mit Methylviolett lassen sie sich dunkelviolett tingieren, während der Schleim sich schwach violett färbt. Interessant ist, daß bei den Arten, bei welchen Spiralen nicht vorkommen, der innerste, an das Zelllumen angrenzende Teil der Wand typische Zellulosereaktion gibt, während der äußere, hauptsächlich in der Nähe der Kutikula gelegene Teil der Wand die angeführten Schleimreaktionen aufweist.

Eine Verschleimung ist, wie bereits oben angegeben, bei sämtlichen Arten mit Ausnahme von *Phlox* vorhanden. Im allgemeinen befindet sich der Schleim, wie ebenfalls schon bemerkt wurde, zumeist außerhalb, seltener innerhalb der Spiralen, und zwar sind in der Regel der nicht kutikularisierte Teil der Außenwand und die Seitenwände gleich stark verschleimt; eine besonders starke Verschleimung der Außenwand ist bei *Gilia leucocephala, minima* und

polycladon zu beobachten. Der Schleim ist durch Metamorphose aus den angelagerten Verdickungsschichten der Primärwände hervorgegangen und daher als Membranschleim zu bezeichnen. Er besitzt in trockenem Zustand eine glasartige, homogene Beschaffenheit; in Wasser verquillt er zu einer farblosen, durchsichtigen Masse und zeigt meist keinerlei Schichtung. Bei einigen Arten jedoch, so bei *Gilia depressa, Matthewsii, polycladon, Schottii,* ferner bei *Loeselia* ist während der Quellung eine spiralige Differenzierung des Schleims zu erkennen. Bei *Gilia dichotoma* und *Harknessii* wieder erscheint der Schleim ringförmig geschichtet. Öfters sind die sog. Primärlamellen nicht in Schleim umgewandelt und treten bei der Quellung deutlich hervor, bis sie meist durch den Druck der gequollenen Schleimmasse zersprengt werden (z. B. *Gilia Harknessii*). Hinsichtlich der verschiedenen Quellbarkeit des Schleims bei den einzelnen Arten, von der schon die Rede war, möchte ich noch hinzufügen, daß in den meisten Fällen der Schleim bei der Berührung mit Wasser sofort verquillt. Bei *Cantua buxifolia* und *Cobaea scandens* dagegen ist ein etwas längeres Liegen in Wasser nötig, um den Schleim zur Quellung zu bringen. Die oben erwähnten großen, zusammengefallenen Zellen beider Arten richten sich allmählich auf und erst nach einiger Zeit lassen sich die Spiralbänder mit einer feinen Nadel in der verquollenen Schleimmasse auseinander ziehen. In chemischer Beziehung ist der Schleim ein sog. Amyloidschleim, indem fast bei allen Arten mit Jodjodkaliumlösung eine schwächere oder stärkere Violettfärbung entsteht. Nach weiterer Einwirkung von verdünnter Schwefelsäure gibt er eine hellblaue Reaktion. Methylviolett tingiert den Schleim hellviolett. Bei denjenigen Arten, die nur geringe oder keine Quellbarkeit aufweisen, zeigt die äußere, unter der Kutikula liegende Partie der Außenwand, wie nochmals hervorgehoben sein mag, die für den Schleim charakteristische Reaktion.

Die Kutikula, welche die Epidermis überzieht, läßt infolge von Leistenbildung in der Flächenansicht die Umrisse der Epidermiszellen erkennen; meist ist sie nicht besonders dick. Bei *Cobaea* und *Cantua* bildet sie ein äußerst dünnes Häutchen, das nur schwer zu sehen ist. In der Regel ist sie gekörnelt, und zwar meist fein, mitunter (*Gilia depressa* und *incisa*) auch grob. Seltener ist sie mit größeren Warzen besetzt (*Loeselia, Gilia Harknessii, Parishii*). Bei der Quellung der Zellen wird sie stellenweise zersprengt und abgehoben.

Ich komme nun auf den zusammengedrückten Gewebekomplex zu sprechen, der bei allen Arten einen Bestandteil der Samenschale bildet. Derselbe besteht aus 2 bis 3 Schichten kollabierter, dünnwandiger Zellen, die an reifem Samen einige braungefärbte Inhaltsreste enthalten, im unreifen Samen mit Stärkekörnern angefüllt sind.

Meist folgen diese zusammengedrückten Schichten direkt auf die Epidermis, mitunter schiebt sich zwischen Epidermis und den zusammengedrückten Zelllagen ein besonderes, einschichtiges (*Gilia*

coronopifolia, depressa, Matthewsii, polycladon und *Loeselia)*, selten mehrschichtiges *(Cobaea)* Gewebe ein. Bei *Cobaea* ist dieses letztere aus etwa fünf Lagen verholzter, gelbgefärbter Parenchymzellen zusammengesetzt, die meist eine unregelmäßige Gestalt zeigen und zwischen sich größere Interzellularen lassen. Die Zellen sind nicht besonders dickwandig, weitlumig und mit korrespondierenden rundlichen Tüpfeln versehen. Bei den oben angeführten *Gilia*-Arten und bei *Loeselia* ist unter der Epidermis nur eine einzige Lage mechanischer, meist mit eigentümlichen Wandverdickungen ausgestatteter Zellen, deren Wand aus Zellulose besteht, vorhanden. Im einfachsten Fall *(Loeselia coerulea)* besteht diese Zellschichte aus weitlumigen, ziemlich gleichmäßig verdickten, nicht besonders hohen Zellen, die in der Längsrichtung des Samens etwas gestreckt sind und auf dem Querschnitt eine rechteckige Gestalt erkennen lassen. Bei *Gilia coronopifolia* sind die Zellen dieser Schichte in der Flächenansicht polygonal, auf dem Querschnitt ziemlich hoch und breit und weitlumig; die Radialwände zeigen eine von innen nach außen zunehmende Verdickung, die auch auf den Rand der Außenwand übergreift, so daß der unverdickt gebliebene, größte Teil der Außenwand wie ein großer Tüpfel erscheint. Daran schließen sich die Verhältnisse an, die bei *Loeselia glandulosa* und *Gilia polycladon* auftreten. Die mechanische Zelllage wird hier von niedrigen, langgestreckten Zellen gebildet, deren Radialwände im innern Teil dünnwandig, im äußeren mit starker, gegen den inneren Wandteil abgesetzter Verdickung versehen sind. Diese greift wieder auf eine ziemlich große Partie der Außenwand über und geht bei *Loeselia glandulosa* allmählich in die unverdickt gebliebene Mitte der Außenwand über; bei *Gilia polycladon* erscheint die Verdickung der Außenwand gegen den mittleren, dünneren Teil plötzlich abgesetzt. Bei beiden Arten, bei *Loeselia glandulosa* und *Gilia polycladon* stellt der unverdickt gebliebene Rest der Außenwand einen großen Tüpfel dar. Die Innenwand der mechanischen Zelllage ist bei *Gilia polycladon* allein mit zahlreichen, zapfenartig in das Lumen einspringenden Fortsätzen besetzt. Ähnlich wie bei *Gilia polycladon* verhält sich die subepidermale Zelllage von *Gilia depressa* und *Matthewsii.* Die Zellen sind in der Flächenansicht polygonal und auf dem Querschnitt ziemlich niedrig. Außenwände und Innenwände sind mäßig verdickt, die Innenwände außerdem mit ähnlichen zapfenförmigen Verdickungen versehen wie bei *Gilia polycladon.* Die Seitenwände sind in ihrer Mitte mit einer kräftigen, im Querschnitt konvex in das Zelllumen sich vorwölbenden Verdickungsleiste versehen, die gegen die unverdickten Wandteile scharf abgesetzt ist, und in den benachbarten Zellen korrespondiert.

Die Pigmentschichte kommt allen Arten mit Ausnahme von *Phlox* zu. Am trockenen Material ist sie zusammengedrückt und rot- bis dunkelbraun gefärbt. An gebleichten Schnitten erweist sie sich aus dünnwandigen, oft ziemlich kleinen Zellen zusammengesetzt (besonders hoch im Querschnitt nur bei *Polemonium* und *Gilia Larseni)*, die in der Flächenansicht polygonal und auf dem Querschnitt rechteckig erscheinen. Eine etwas abweichende Struktur

der Pigmentschichte findet sich in der Samenschale von *Gilia leucocephala.* Die Pigmentschichte besteht hier aus ziemlich dickwandigen, doch weitlumigen, ungefähr uhrglasförmigen Zellen, deren Radialwände mit schwachen leistenförmigen Verdickungen versehen sind und deren äußere und innere Tangentialwand nach innen gegen das Nährgewebe zu schwächer oder stärker vorgewölbt ist.

Rücksichtlich der Struktur des Samenflügels, der an dem Samen von *Cantua* und *Cobaea* sich vorfindet, ist zu bemerken, daß bei *Cobaea* eine beiderseitige Epidermis und mehrere Lagen verholzter Zellen, bei *Cantua* außer der Epidermis einige zusammengedrückte Zellschichten an der Bildung des Flügels beteiligt sind. Die Epidermiszellen zeigen hier ungefähr dieselbe Form und Struktur, und sohin auch die gleiche Quellbarkeit wie am eigentlichen Samenkörper. Ebenso weisen die als Innengewebe auftretenden verholzten Zellschichten, bezw. zusammengedrückten Zelllagen denselben Bau auf wie die entsprechenden Gewebe der Samenschale am eigentlichen Samenkörper. Die Pigmentschichte tritt in beiden Fällen nicht in den Flügel ein.

Das Nährgewebe wird durch eine dünne, am ungebleichten Material meist braun gefärbte Kutikula von der Samenschale getrennt. Dasselbe besteht in der Regel aus ziemlich dickwandigen, oft kollenchymatischen, selten *(Phlox)* etwas dünnerwandigen Zellen. Als Inhaltsstoffe führt das Nährgewebe kleine Aleuronkörner und fettes Öl, und zwar enthält die äußerste Zelllage meist feinkörniges, die übrigen etwas gröberkörniges Aleuron. Das Gewebe des Embryos ist ebenfalls mit feinkörnigem Aleuron und fettem Öl erfüllt.

Übersicht über die wichtigsten anatomischen Verhältnisse des Samens der untersuchten Arten.

Samenschale.

Samenschale aus drei verschiedenen Geweben (Epidermis, zusammengedrückte Schichten, Pigmentschichte) bestehend:

Bonplandia; Cantua; Collomia; Polemonium; Gilia-Arten.

Samenschale aus vier verschiedenen Geweben bestehend, nämlich:

a) aus einer Epidermis, mehreren Lagen dünnwandiger, verholzter, weitlumiger Zellen, zusammengedrückten Schichten und der Pigmentschichte:

Cobaea,

b) aus einer Epidermis, einer sog. mechanischen Zelllage, zusammengedrückten Schichten und der Pigmentschichte:

Loeselia; Gilia coronopifolia, depressa, Matthewsii, polycladon.

Samenschale aus zwei verschiedenen Geweben (Epidermis, zusammengedrückte Schichten) bestehend:

Phlox.

Epidermis.

Epidermiszellen verschleimt:

bei sämtlichen Gattungen mit Ausnahme von *Phlox.*

Epidermiszellen mit Spiralbändern:
Bonplandia; Cantua; Cobaea; Collomia; Loeselia; Polemonium; die meisten *Gilia*-Arten.

Epidermiszellen mit zwei konzentrischen Systemen von gleichlaufenden Spiralen:
Loeselia.

Epidermiszellen sehr oft mit zahlreichen Ringen an Stelle der Spiralen:
Collomia gilioides, linearis; Gilia achilleaefolia, incisa, Schottii, tricolor.

Epidermiszellen ohne Spiralbänder oder Ringe:
Phlox; Gilia dichotoma, Harknessii.

Schleim außerhalb der Spirale liegend (Spirale an das Zelllumen grenzend):
Bonplandia; Cantua; Cobaea; Collomia; Gilia mit Ausnahme von *G. Larseni; Polemonium pauciflorum* und *pulcherrimum.*

Schleim innerhalb der Spirale befindlich (Spiralen den Primärlamellen anliegend):
Gilia Larseni; Polemonium coeruleum, grandiflorum, humile.

Schleim mit spiraliger Schichtung:
Loeselia; Gilia depressa, Matthewsii, polycladon, Schottii.

Schleim mit ringförmiger Schichtung:
Gilia dichotoma, Harknessii.

Primärlamellen nicht in Schleim umgewandelt:
Polemonium; Collomia aristella, heterophylla, linearis; Gilia achilleaefolia, capitata, congesta, Harknessii, laciniata, Larseni, multicaulis, tenerrima, tricolor.

Kutikula gekörnelt:
Bonplandia; Gilia achilleaefolia, capitata, congesta, grandiflora, incisa, inconspicua, laciniata, multicaulis, tenerrima, tricolor.

Kutikula grob warzig:
Loeselia; Gilia depressa, Harknessii, Larseni, Matthewsii, Parishii, polycladon.

Mechanische Zelllage.

Zellen ziemlich weitlumig und gleichmäßig verdickt:
Loeselia coerulea.

Zellen mit einer starken korrespondierenden Leiste an den Radiärwänden:
Gilia depressa, Matthewsii.

Zellen mit teilweiser starker Verdickung der Radiär- und Außenwand:
Gilia coronopifolia, polycladon; Loeselia glandulosa.

Zellen mit kleinen zapfenartigen Verdickungen an der Innenwand:
Gilia depressa, Matthewsii, polycladon.

Spezieller Teil.

Bonplandia.

Zur Verfügung stand mir die einzige bekannte Art dieser Gattung, *Bonplandia geminiflora* Cav. Heyde et Lux n. 6223, Guatemala.

Die Samen sind länglich elliptisch, zusammengedrückt plankonvex und mit einem schwachen, flügelartigen Saum versehen. Der Längendurchmesser beträgt 4—5 mm, der Breitendurchmesser 1—2 mm. Die Farbe des Samens ist braun, seine Oberfläche matt und uneben, jedoch nicht warzig. Der Flügel ist nicht scharf gegen den eigentlichen Samenkörper abgegrenzt. Die Samenschale ist dünn und zeichnet sich durch eine sehr quellbare und stark verschleimte Epidermis aus. Das Nährgewebe ist nicht besonders stark ausgebildet und umschließt den Embryo völlig. Der gerade Embryo ist etwa 3 mm lang und 1 mm breit, das Würzelchen fast ebenso lang wie die Kotyledonen.

Ich komme nun auf die anatomischen Verhältnisse des Samens zu sprechen. Die Samenepidermis erweist sich in Wasserpräparaten aus hohen, prismatischen Zellen (Höhe 300 μ, Breite 30—40 μ) zusammengesetzt, bei welchen die Außen- und Radialwände bis auf die Kutikula und eine an das Zelllumen grenzende Zellulosemembram verschleimt sind. Die letztere erscheint im reifen Samen meist in zwei gleichsinnig verlaufende Spiralbänder aufgelöst, welche mit der nicht verschleimten Innenwand (Bodenfläche) der Zellen in Verbindung bleiben. Trockene Querschnitte zeigen die Epidermis als eine etwa 15—20 μ starke, helle Membran, die keine deutliche Zellstruktur und nur kleine, unregelmäßige Risse und schmale, von den Zelllumina herrührende Hohlräume aufweist. Die Kutikula ist sehr dünn und äußerst fein gekörnelt.

Auf die Epidermis folgen nach innen 2—3 Lagen dünnwandiger, zusammengedrückter Zellen, deren Lumen im reifen Samen mit braunen Inhaltsstoffen angefüllt ist. In unreifen Samen enthalten diese Zellen zahlreiche Stärkemehlkörner. Diesen Zellen liegt nach innen noch die Pigmentschichte, eine Lage von tiefbraunwandigen Zellen an, die von der Fläche gesehen polygonal, auf dem Querschnitt rechteckig gestaltet sind. Eine dünne Kutikula trennt diese Schichte vom Nährgewebe. Das Nährgewebe ist kollenchymatisch ausgebildet und führt ebenso wie der Embryo ziemlich feinkörniges Aleuron und fettes Öl.

Cantua.

Von dieser Gattung stand mir nur Material von *Cantua buxifolia* Lam. aus dem Hort. La Mortola zu Gebote. Eine andere Art, *C. pyrifolia* hat Wölfel (p. 46), allerdings nur sehr oberflächlich, untersucht.

Bevor ich auf die Beschreibung der exo- und endomorphen Struktur des von mir geprüften Samens eingehe, möchte ich bezüglich der Verschleimung der Samenschale hervorheben, daß entgegen den Angaben von Peter (Engler-Prantl, Natürl. Pflanz. Familien IV. Teil, Abt. 3a, 1891, p. 45) bei *C. buxifolia* (wahrscheinlich auch bei der von Wölfel untersuchten Art, *C. pyrifolia)* eine Verschleimung unbedingt vorliegt, wenn auch in geringerem Grade als z. B. bei *Bonplandia* oder anderen Gattungen.

Über die exomorphe Beschaffenheit des Samens ist vor allem anzuführen, daß derselbe einen in der Frucht nach aufwärts gerichteten Flügel besitzt, der sich an dem unteren Teil des eigentlichen Samenkörpers als breiterer oder schmälerer Saum fortsetzt. Die Länge des Samens einschließlich des Flügels mißt 8—11 mm, die größte Breite (Breite des Flügels) 3—5 mm. Der eigentliche Samenkörper ist plankonvex zusammengedrückt und besitzt einen annähernd elliptischen Umriß. Sein Längendurchmesser beträgt 3—5 mm, sein Breitendurchmesser 2—3 mm. Die Oberfläche des ganzen Samens ist matt, der Samenkörper braun gefärbt und an manchen Stellen scheinbar behaart, der Flügel papierartig dünn und hellbraun. Der Embryo besitzt eine Länge von 3,5 mm und eine Breite von 1,5 mm. Das Nährgewebe ist nur in geringem Maße entwickelt.

Was nun die anatomischen Verhältnisse der den eigentlichen Samenkörper bedeckenden Samenschale betrifft, so lassen sich an derselben, ebenso wie bei *Bonplandia*, eine verschleimte Epidermis, zusammengedrückte Zelllagen und eine

Pigmentschichte unterscheiden. In Wasserpräparaten tritt die Epidermis als eine Lage tonnenförmiger, doch langgestreckter (Längsdurchmesser 100—150 μ, Breitendurchmesser 50—60 μ) Zellen entgegen, deren konvex vorgewölbte Enden frei sind, wodurch die oben erwähnte scheinbare Behaarung der Samenoberfläche verursacht wird. Außen- und Seitenmembran sind auch hier, wenn auch nicht in so starkem Maße wie bei *Bonplandia geminiflora* verschleimt bis auf die sehr feine Kutikula und eine innerste, das Zelllumen begrenzende, im reifen Samen in Form eines einfachen Spiralbandes ausgebildeten Zelluloselamelle. In trockenen Schnitten sieht die Epidermis wie eine helle, etwa 10 μ starke Membrane aus. Die auf die Epidermis folgenden, zusammengedrückten Zellschichten und die Pigmentschichte zeigen in ihrem Bau dieselben Verhältnisse wie bei *Bonplandia geminiflora.*

Der Samenflügel besitzt auf beiden Seiten eine gleich beschaffene Epidermis wie die oben besprochene Samenschale. Das innere Gewebe des Flügels wird nur von zusammengedrückten Zellschichten gebildet; die Pigmentschichte der Samenschale tritt nicht in den Flügel ein.

Nährgewebe und Embryo verhalten sich hinsichtlich ihres Baues und ihres Inhaltes ähnlich wie *Bonplandia.*

Cobaea.

Untersucht wurden von der Gattung *Cobaea* 2 Arten, *Cobaea macrostemma* Pav. und *scandens* Cav. Die Schleimepidermis mit ihren Quellungserscheinungen ist bereits bei der einen von diesen Arten Gegenstand der Untersuchung durch Klebs (Beitr. zur Morph. u. Biol. der Keimung, Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, 1885, I. Band S. 536 ff.) gewesen. Merkwürdigerweise gibt der neueste Monograph der Polemoniaceen, Peter (in den Natürl. Pflanz. Familien) keine Schleimzellen für *Cobaea* an.

Die exomorphen Verhältnisse sind bei beiden Arten ungefähr dieselben. Der Same ist flach, kreisrund bis breit elliptisch und mit einem Flügel versehen, der sich als ein 2—3 mm breiter Saum um den flachgedrückten, allmählich in den Flügel abgeflachten, eigentlichen Samenkörper herumzieht. Der letztere ist plankonvex oder schwach bikonvex und besitzt einen breit elliptischen Umriß. Seine Oberfläche ist beiderseits matt, bei *Cobaea scandens* außerdem anscheinend kurz behaart bis sammtartig. Seine Länge beträgt 12 mm, die Breite 8 mm. Der Flügel ist papier- oder lederartig und hellbraun gefärbt. Der Embryo nimmt fast die ganze Samenhöhlung ein und besitzt ein relativ kurzes Würzelchen von ein Viertel der Länge der Kotyledonen. Das Nährgewebe ist nicht reichlich entwickelt.

Ich gehe nun zur Besprechung der anatomischen Verhältnisse über und behandle zunächst die Struktur der Samenschale. Dieselbe besteht aus einer Epidermis, mehreren Schichten verholzter, parenchymatischer Zellen, einem zusammengedrückten Gewebe und der Pigmentschichte. Die Epidermis zeigt bei den zwei untersuchten Arten eine verschiedene Ausbildung. Bei *Cobaea macrostemma* sind die Epidermiszellen der in Wasser gequollenen Samen weitlumig, schlauchförmig oder spindelförmig, sehr hoch (350—400 μ) und in der Mitte ziemlich breit (150 μ). Die Außenwand und die Radialwände sind bis auf die Kutikula und eine feine, sehr lange Spirale, welche den innersten Teil der Zellwand bildet, in Schleim umgewandelt. Im trockenen Zustand stellt die Epidermis eine zusammenhängende, homogene, glashelle Membran dar, die von unregelmäßigen, schmalen Hohlräumen, den Lumina der Zellen durchzogen wird, sonst aber keine deutliche Zellstruktur aufweist. In Wasser besitzt diese Epidermis ein sehr starkes Quellungsvermögen. *Cobaea macrostemma* nähert sich also in dieser Hinsicht z. B. *Bonplandia geminiflora.* Anders verhalten sich die Epidermiszellen bei *Cobaea scandens.* Dieselben sind im gequollenen Zustand tonnenförmig oder zylindrisch (Höhe 300 μ, Breite 150 μ). Die Wände verquellen erst nach längerem Liegen in Wasser bis auf ein gröberes, langes spiraliges Band im innersten Wandteil. Diese Art schließt sich in ihrem Verhalten sohin mehr an *Cantua buxifolia* an. Am trockenen Material sind die zusammengefallenen Epidermiszellen auf dem Samenkörper einzeln auseinander getreten, bilden haarartige Körper und verleihen dem Samen das graue, behaarte Aussehen. In den übrigen Verhältnissen stimmen beide Arten völlig überein.

Auf die Epidermis folgt ein meist aus 5 Lagen zusammengesetztes Gewebe verholzter, gelbgefärbter Zellen, die unregelmäßig gestaltet sind und zwischen sich größere Interzellularräume lassen. Die Zellen sind weitlumig, nicht besonders dickwandig und da, wo sie aneinander stoßen, mit runden oder ovalen Tüpfeln versehen. An diese Schichte schließt sich nach innen ein zusammengedrücktes Gewebe und die Pigmentschichte an, die in ihrem Bau den bei *Bonplandia* auftretenden Schichten gleichen. Auch die anatomischen Verhältnisse des Embryos und des Nährgewebes sind wie bei *Bonplandia.*

Bezüglich der Struktur des Flügels ist schließlich zu erwähnen, daß derselbe beiderseits von einer Epidermis umgeben ist, die dieselbe Struktur und dieselben Quellungserscheinungen zeigt wie die Epidermiszellen des eigentlichen Samenkörpers. Nur sind die Epidermiszellen im gequollenen Zustand nicht so hoch. Außerdem stehen sie bei *Cobaea scandens* noch im Zellverband miteinander. Als Innengewebe des Flügels treten die verholzten Schichten der Samenschale auf, die meist von größeren Interzellularen durchzogen werden.

Cobaea macrostemma Pav.

Heyde et Lux n. 3987, Guatemala.

L. des Sa. (incl. Flügel) 16—18 mm, Br. 10—12 mm. Emb. 8 mm l., 5—6 mm br. Sa.-Sch. matt, braun. Epidz. zus.-hängend, sehr stark quell., 300—400 μ h., 150 μ br., spindelförmig. mit 1 sehr langen, feinen Sp.

Cobaea scandens Cav.

Hort. Erl. et Tüb.

L. des Sa. 16—18 mm, Br. 10—12 mm. Emb. 10 mm l., 6 mm br. Sa.-Sch. am Samenkörper anscheinend behaart, graubraun. Epid. am Samenkörper in einzelne haarartige Z. auseinander getreten, allmählich verschleimend; Z. 300 μ h., 150 μ br., tonnenförmig mit 1 etw. gröberen Sp.

Collomia.*)

Von dieser Gattung gelangten die Samen der unten angeführten 5 Arten zur Untersuchung.

Dieselben sind relativ groß (1—4 mm lang, 0,5—2 breit), oval und etwas zusammengedrückt. Die Oberfläche ist runzelig, ihre Farbe dunkelbraun. Die äußerste Schichte der Samenschale ist durch starkes Quellungsvermögen und Verschleimung ausgezeichnet. Nährgewebe und Embryo zeigen keine besonders erwähnenswerte Merkmale; nur ist das Würzelchen relativ lang.

In der Struktur der Samenschale stimmt *Collomia* fast ganz mit *Bonplandia* überein. Die Samenschale wird ebenfalls von 3 Geweben gebildet, von der Epidermis, einem zusammengedrückten Gewebe und der Pigmentschichte. Die Epidermis ist meist ziemlich dick (25—50 μ) und verleiht der Samenschale eine äußerst harte Beschaffenheit. Beim Befeuchten mit Wasser verquillt sie rasch und stößt je nach der Spezies eine oder zwei feine oder aber gröbere Spiralen oder zahlreiche Ringe hervor. Auch hier sind die Epidermiszellwände bis auf die innerste, in Form von Spiralen oder Ringen entgegentretende Zellulose-lamelle und bei einigen Arten auch noch bis auf die Primärlamelle verschleimt.

Collomia aristella Gray.

Jones n. 2471, Californien.

Sa. braun, 2 mm l., 1 mm br., konvex-konkav. Epidz. 300 μ h., 30—40 μ br., mit 1—2 feinen Sp.; Primärl. am gequollenen Sa. deutl.

---

*) Hofmeister, Über die Quellungserscheinungen bei *Collomia heterophylla* und *coccinea* (Berichte der k. sächs. Akad. d. Wissensch. math.-phys. Kl. Bd. X. S. 28 ff.).

Collomia gilioides Benth.

Parry n. 234, Californien.

Sa. braun, 2 mm l., 1,2 mm br., etw. zus.-gedr., kaffeebohnenartig, mit einer schmalen u. niedrigen, in der Längsr. verlaufenden, kielartigen Leiste. Sa.-Sch. rel. dick. Epidz. 400—450 μ h., 35—40 μ br., mit 1 groben Sp., seltener mit Ringen.

Collomia grandiflora Dougl.

Hort. Erl.

Sa. dunkelbraun, 3—4 mm l., 2 mm br., konvex-konkav; Epidz. 150 μ h., 45 μ br., mit 1—2 feinen Sp.

Collomia heterophylla Hook.

Howell, Pacific Coast.

Sa. schwarzbraun, 1 mm l., 0,5 mm br., ellips., etw. zus.-gedr. mit höck. Oberfl. Sa.-Sch. dünn. Epidz. 75 μ h. u. br., mit 1—2 feinen Sp.; Primärl. am gequollenen Sa. sichtbar.

Collomia linearis Nutt.

Hort. Erl.

Sa. braun, 3 mm l., 1,25 br., kaffeebohnenartig, mit einer seichten, in der Längsr. verlaufenden Rinne. Epidz. 400 μ h., 30—40 μ br., mit 1—2 groben o. feinen Sp. u. Ringen. Primärl. bei der Quell. deutl.

Gilia.

Untersucht wurden die Samen von 24 *Gilia*-Arten.

Vor allem möchte ich bezüglich der Ausbildung der Samenepidermis hervorheben, daß sich bei sämtlichen untersuchten Arten eine verschleimte und quellbare Epidermis vorfindet, während nach Peter (s. in der Einleitung) nur bei einigen Arten Schleimzellen auftreten sollen.

Die Samen der geprüften Arten sind meist länglich elliptisch (Längendurchmesser 1—3, Breitendurchmesser 0,5—1,5), zum Teil unregelmäßig höckerig oder kantig, bei einigen Arten etwas flach gedrückt. Sie besitzen eine hell- oder dunkelbraune Farbe und eine höckerige oder runzelige Oberfläche. Mitunter (bei Samen mit der großzelligen und mechanischen, subepidermalen Zelllage oder mit großzelliger Pigmentschichte, s. unten) läßt letztere mit dem bloßen Auge oder mit der Lupe ein Netzwerk von kleinen Waben erkennen. Seltener (bei Samen mit dicker Epidermis) ist die Oberfläche glasartig hell und an den Kanten durchscheinend. Die Struktur des Nährgewebes und Embryos ist im allgemeinen dieselbe wie bei *Bonplandia.*

Was nun den Bau der Samenschale betrifft, ist zunächst zu bemerken, daß bei den meisten Arten dieser Gattung ebenso wie bei den bisher besprochenen Genera 3 verschiedene Gewebe an der Bildung der Samenschale beteiligt sind, nämlich eine Schleimepidermis, zusammengedrückte Zelllagen und eine Pigmentschichte. Bei einigen Arten (*G. coronopifolia, depressa, Matthewsii* und *polycladon*) ist zwischen der Epidermis und den zusammengedrückten Zellschichten eine besondere Lage von mechanischen Zellen eingeschoben, deren Wände mit eigentümlichen Verdickungen versehen sind. Auf diese Zelllage komme ich unten noch zurück.

Die Epidermis zeigt meist die Struktur und die Eigenschaften, die bei *Bonplandia* und *Collomia* näher ausgeführt sind. Die Form der Epidermiszellen ist in der Regel prismatisch und palisadenartig gestreckt (400 μ hoch); mitunter sind die Epidermiszellen niedriger und breiter, so daß sie ungefähr gleiche Höhen- und Breitendurchmesser aufweisen (z. B. *G. tenerrima,* 75 μ breit und hoch). Schließlich besitzen *Gilia dichotoma* und *Harknessii* plattenförmige Epidermiszellen, deren Höhe kleiner als die Breite ist (Höhe 10—45, Breite 45—60 μ). Die bei der Quellung hervortretenden Spiralen sind wie bei den Arten der Gattung *Collomia* dünn oder dick (3—6 μ). Sehr feine und zarte Spiralen (1—2 μ) sind in den Epidermiszellen von *G. depressa, Matthewsii,*

polycladon und *Schottii* vorhanden. Die Spiralen grenzen bei allen Arten mit einziger Ausnahme des untersuchten Materials von *G. Larseni* an das Lumen der Zelle und bilden den innersten Teil der Verdickungsschichten, während der Schleim zwischen den Spiralgängen und außerhalb derselben entwickelt ist. In den Epidermiszellen von *Gilia Larseni* liegen die Spiralen den Primärlamellen an, der Schleim befindet sich hier zwischen und innerhalb der Spiralen. Eine Reduktion der Spiralen ist bei *G. leucocephala* und *minima* zu beobachten, indem nur einige kurze, steil-spiralige Bänder oder Schleifen ausgebildet sind. Verschleimte Epidermiszellen ohne Spiralen sind bei *G. dichotoma* und *Harknessii* anzutreffen. Die Verschleimung erstreckt sich in der Regel auf sämtliche Wände mit Ausnahme der Kutikula, der Spiralen und der Innenwand. Der Schleim findet sich wie bereits oben erwähnt, zum größten Teil außerhalb der Spiralen. In Epidermiszellen mit reduzierten Spiralen, wie bei *G. leucocephala* und *minima*, ist hauptsächlich die in der Nähe der Außenwand und über den Spiralen gelegene Partie verschleimt. Öfters bleiben die Primärlamellen erhalten und werden bei der Quellung deutlich sichtbar *(G. achilleaefolia, capitata, congesta, Harknessii, laciniata, tenerrima)*. Ab und zu läßt der Schleim, ebenso wie bei der später beschriebenen Gattung *Loeselia* eine spiralige Schichtung erkennen, die nach längerem Liegen in Wasser wieder verschwindet *(G. depressa, Matthewsii, polycladon* und *Schottii)*. Eine ringförmige Schichtung des Schleims ist in den der Spiralen entbehrenden Epidermiszellen von *G. dichotoma* und *Harknessii* zu beobachten. Die Kutikula ist mit einer feinen oder groben Körnelung, manchmal mit warzenartigen Höckern versehen.

Was die bei einigen Arten (s. oben) unter der Epidermis entwickelte, besondere mechanische Zelllage anlangt, so stimmen zuerst *G. Matthewsii* und *depressa* in der Struktur derselben ziemlich überein. Die Radiärwände der Zellen sind hier in der Mitte mit einer kräftig entwickelten und abgesetzten, bei den angrenzenden Zellen korrespondierenden Verdickungsleiste versehen, die Außenwände mäßig verdickt, die gleichfalls verdickten Innenwände mit zahlreichen zapfenförmigen, in das Zelllumen einspringenden Fortsätzen ausgestattet. Etwas anders verhält sich die in Rede stehende Zelllage bei *G. polycladon*. Hier sind die Radiärwände im inneren Teil wenig verdickt und im äußeren mit einer starken, gegen den unteren, wenig verdickten Wandteil abgesetzten Verdickung versehen; letztere greift nur auf den Rand der Außenwand über, so daß der mittlere verdünnte und größte Teil der Außenwand einen großen Tüpfel bildet. Die Innenwand zeigt bei *G. polycladon* dieselben Verhältnisse wie bei den beiden zuerst besprochenen Arten. An *G. polycladon* schließt *G. crononopifolia* an. Die Radiärwände der mechanischen Zelllage sind hier ebenfalls stark verdickt, nehmen aber gegen die Innenwand allmählich an Dicke ab. Die Verdickung der Radiärwände greift auch hier auf einen Teil der Außenwand über, so daß der größte Teil dieser wieder einen großen Tüpfel darstellt. Ein weiterer Unterschied ist noch gegenüber den drei zuerst behandelten Arten, daß die zapfenförmigen Verdickungen der Innenwand fehlen. In der Flächenansicht erscheinen die Zellen der mechanischen Schichte bei *G. coronopifolia, depressa* und *Matthewsii* polygonal, bei *G. polycladon* in der Richtung der Samenlängsachse gestreckt.

Die zusammengedrückten Schichten und die Pigmentschichte stimmen mit den bei den anderen Gattungen auftretenden Zelllagen im allgemeinen überein. Die Pigmentschichte zeigt bei den einzelnen Arten meist nur hinsichtlich der Größe ihrer Zellen einige Verschiedenheiten. Die Inhaltsbestandteile des Nährgewebes und Embryos sind dieselben wie bei *Bonplandia*.

Gilia achilleaefolia Benth.

Hort. Mon.

Sa. hellbraun, 1 mm l., 0,75 mm br.; Oberfl. unregelm. höck. Epidz. 120 μ h., 30 μ br., mit feinen Sp.; Primärl. nicht verschl.; Kut. fein warz.

Gilia capitata Sims.

Hort. Erl.

Sa. 1,5 mm l., 1 mm br., etw. flachgedr. Epidz. 210 μ h., 45 μ br. Sonst wie *G. achilleaefolia*.

Gilia congesta Hook.

Parry, Sierra Nevada.

Sa. hellbraun, hornförmig geb., 2 mm l., 1 mm br.; Oberfl. zieml. eben. matt; H. der Epidz. 75 μ, Br. 20 μ. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Gilia coronopifolia Pers.

Curtiss n. 2151, Florida.

Sa. hellbraun, länglich, von unregelm. Gest., 2,5 bis 3 mm l., 1,5 mm br., mit stumpfen Kanten; Oberfl. mit sehr kleinw. Netzw. Epidz. 50 μ h., 20 μ br., nicht bes. stark quellb. mit zieml. feinen Sp. Unter der Epid. eine Lage bes. gestalteter mech., in der Fl.-A. pol. Z.; Verd. der Radiärw. von innen nach außen erheblich zunehmend u. dann auch auf den Rand der Außenw. übergreifend, so daß der verdünnt gebliebene, größte Teil der Außenw. einen großen Tüpf. darstellt; Z.-W. aus Zellulose bestehend.

Gilia depressa Jones.

Parish n. 1326, Kalifornien.

Gest., Gr., Farbe u. Oberfl. wie bei voriger Art. Epidz. 400—450 μ h., 20 μ br., sehr stark quell., mit sehr feinen Sp.; Schl. mit spir. Sch.; Kut. warz. gek. Unter der Epid. eine Lage von zieml. weitl., mech., in der Fl.-A. pol. Z.: Außenw. u. angrenzende oberste Teile der Radiärw. mäßig verd.; Radiärw. in der Mitte mit einer sehr starken Verd.-L., welche mit entspr. Verd.-L. der benachbarten Z. korrespondiert; Innenw. mit zahlr., kleinen, zapfenförmigen Vorsprüngen; sämtl. Z.-W. aus Zellulose.

Gilia dichotoma Benth.

Parish n. 901, Kalifornien.

Gest. unregelm., kant., 1,5—2 mm l., 1 mm br., braun; Oberfl. an den Kanten weißlich durchscheinend. Epidz. 20 μ h., 35 μ br., in Wass. wenig quell.. ohne Sp.; mit stark verd. Membranen der Innen- u. Außenw.; bei der Quell. leicht auseinander tretend; Schl. mit ringf. Sch.

Gilia divaricata Torr.

Kusby, Arizona.

Sa. graubraun, 2 mm l., 1 mm br., plankonvex, auf dem Querschn. 3-eckig; Epidz. 600 μ h., 35—40 μ br., stark quell., mit groben Sp.

Gilia grandiflora Gray.

Suksdorf, Washington.

Sa. rotbraun, 2,5 mm l., 1 mm br., Oberfl. matt. Epidz. 50 μ h., 35—40 μ br., stark quellb., mit groben Sp.; Kut. fein gek.

Gilia Harknessii Curran.

Suksdorf n. 165, Washington.

Sa. hellbraun, 1,5 mm l., 0,5 mm br., elliptisch, zus.-gedr. Epidz. 30—35 μ h.. 45 μ br., zieml. stark quell., ohne Sp.; Primärl. u. Außenw. nicht verschl., Schl. mit ringf. Sch. Kut. grob. warz.

Gilia incisa Benth.

Pringle n. 8293, Texas.

Sa. von unregelm., kant. Gest., 0,5—1 mm l. u. br., graubraun. Epidz. 60 μ h., 35 μ br., stark quell., mit grobem Sp.-Band; Kut. warz. gek.

Gilia inconspicua Dougl.

Hort. Mon.

Sa. braun, von unregelm. Gest., kant., 1—2 mm groß. Epidz. 60—90 μ h., 30—35 μ br., mit feinen Sp,; Kut. fein gek.

Gilia laciniata Ruiz et Pav.

Froembling, Chile.

Sa. braun, 1,5 mm l., 0,5—1 mm br. H. der Epidz. 180 μ, Br. 20 μ. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Gilia Larseni Gray.

Suksdorf n. 385, Washington.

Sa. dunkelbraun, 2 mm l., 1 mm br., kant. Epidz. 60 μ h., 35 μ br. nicht bes. stark quell., meist braun gefärbt, mit groben u. kurzen Spiralen; letztere der Primärl. anliegend; Außenw. dick; Schl. auch nach innen von der Sp.; Kut. grob. gek.

Gilia leucocephala Gray.

Jones n. 2809, Kalifornien.

Sa. dunkelbraun, 1,5 mm l., 1 mm br., unregelm. kant.; Oberfl. kleinw. Epidz. 200—220 μ h., 20—25 μ br., mit sehr stark verschl. Außenw.; Sp. klein, verkümmert, unregelm. ausgebildet. Pigmentschichte aus großen, rotbraun gefärbten, zieml. dickw. Z., die an den Radiärw. mit schwachen, leistenf. Verd. versehen sind.

Gilia linearis Gray.

Patterson, n. 248, Colorado.

Sa. braun. ellips., 2 mm l., 1 mm br. Epidz. 300 μ h., 45 μ br., mit zieml. groben Sp.

Gilia Matthewsii Gray.

Parish n. 925, Californien.

Sa. braun, unregelm. kant., 1—1,5 mm groß. Bau der Sa.-Sch. wie bei *G. depressa.*

Gilia minima Gray.

Suksdorf, Washington.

Sa. dunkelbraun, 2 mm l., 1 mm br. mit Längsrinnen. Epidz. 150 μ h., 50 μ br., stark quell., mit kurzen, sehr steilen Sp. o. Schleifen.

Gilia multicaulis Benth.

Hort. Mon.

Sa. dunkelbraun, von unregelm. Gest., 1 mm groß. Epidz. 130 μ h., 30—35 μ br. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Gilia Parishii Pet.

Parish n. 634, Californien.

Sa. hellbraun, von unregelm. Gest., kant., 0,5—1 mm groß. Epidz. 180 μ h., 75 μ br., mit weiten Sp., Kut. grob. warz.

Gilia polycladon Torr.

Pringle n. 4411, Mexico.

Sa. braun, 2 mm l., 1 mm br., oft mit scharfen Kant.; Oberfl. querrunzelig; Sa.-Sch. ähnlich wie bei *G. depressa*, nur verschieden durch die Struktur der

subepidermalen Zelllage; Z. in der F.-A. in der Längsr. des Sa. gestreckt; Radiärw. im innern Teile mit geringer, im äußeren mit starker, gegen den unteren wenig verd. Wandteil abgesetzten Verd.; letztere auch auf den Rand der Außenw. übergreifend, so daß der mittlere Teil dieser wie ein großer Tüpfel erscheint; Innenw. wie bei *G. depressa.*

Gilia rigidula Benth.

Pringle n. 8283, Mexico.

Sa. hellbraun, unregelm. gestaltet, 1—2 mm groß, kant. Epidz. 450 μ h., 20—25 μ br., sehr stark quellb., mit 1 dicken o. 2 dünneren Sp.

Gilia Schottii Gray.

Parish n. 224, Californien.

Sa. braun, 1 mm l., 0,5 mm br., etw. fl.-gedr. Epidz. 300 μ h., 20 μ br., mit sehr feinen Sp., Schl. mit spir. Sch.

Gilia tenerrima Gray.

Jones n. 2424, Californien.

Sa. braun, länglich, 1 mm l., 0,75 mm br. Epidz. 75 μ h. u. br. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Gilia tricolor Benth.

Hort. Erl.

Epidz. 150 μ h., 40—45 μ br. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Loeselia.

Von dieser Gattung wurden 2 Arten, *Loeselia coerulea Don.* und *glandulosa Don.,* untersucht.

Die braunen Samen sind länglich elliptisch und etwas zusammengedrückt, 1—2 mm lang und 0,5—1 mm breit. Ihre Oberfläche ist uneben und matt. Die Samenschale besitzt eine verschleimte und stark quellbare Epidermis. Nährgewebe und Embryo sind wie bei *Bonplandia* ausgebildet.

Die Struktur der Samenschale zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit der Struktur, welche bei verschiedenen *Gilia*-Arten (z. B. *G. coronopifolia, polycladon* u. a.) angetroffen wird. Sie besteht von außen nach innen aus einer Schleimepidermis, einer mechanischen Zelllage weitlumiger oder mit eigenartigen Wandverdickungen versehener Zellen, einigen Lagen kollabierter Zellen und der Pigmentschichte. Die Schleimepidermis verhält sich in trockenem und feuchtem Zustand im allgemeinen wie die Epidermis von *Bonplandia.* Nur sind hier in jeder Epidermiszelle zwei konzentrische Systeme von Spiralen vorhanden, eine äußere, kurze und grobe Spirale mit wenigen Windungen, und eine innere, äußerst feine mit vielen Spiralgängen. Die grobe Spirale kann bei der starken Quellbarkeit des Schleims der Dehnung nicht standhalten und wird in kleine Teile auseinander gerissen. Außerdem ist bei dieser Gattung der Schleim selbst spiralig differenziert und die Kutikula mit größeren Warzen besetzt.

Auf die Epidermis folgt die oben erwähnte, mechanische Zellschicht. Dieselbe besteht bei *Loeselia coerulea* aus Zellen, die in der Längsrichtung des Samens gestreckt und auf dem Querschnitt rechteckig erscheinen und deren Wände ziemlich gleichmäßig verdickt sind. Bei *Loeselia glandulosa* wird diese Zelllage aus langgestreckten Zellen gebildet, die ähnlich wie die der subepidermalen Zellschichte von *Gilia polycladon* gestaltet sind. Die Radialwände sind im inneren Teil dünnwandig, im äußeren mit starker gegen den inneren Wandteil abgesetzter Verdickung versehen. Diese greift auch auf einen ziemlich großen Teil der Außenwand über und nimmt gegen die Mitte der Außenwand zu allmählich ab. Die Innenwand ist dünnwandig und besitzt keine zapfenartigen Verdickungen. Alle übrigen anatomischen Verhältnisse stimmen mit den bei *Bonplandia* beobachteten völlig überein.

Loeselia coerulea Don.

Schumann n. 234, Mexico.

Sa. 1 mm l., 0,75 mm br. Epidz. 300 μ. h., 20—25 μ. br. Unter der Epid. eine Lage langgestr., auf dem Querschn. rechteckiger Zellen mit gleichm. u. zieml. stark verd. W.

Loeselia glandulosa Don.

Heyde et Lux n. 2881, Guatemala.

Sa. 2 mm l., 1 mm br. Epidz. 75—100 μ. h., 30 μ. br. Unter der Epid. eine Lage von langgestr. Z. mit ungleich verd. Radiär- u. Außenw. (s. ob.)

Phlox.

Untersucht wurden die Samen zweier Arten, *Phlox Drummondii Hook* u. *paniculata L.*

Bei dieser Gattung muß ich vorausschicken, daß die Epidermis der Samenschale nur ein schwaches Quellungsvermögen besitzt und keine eigentliche Verschleimung aufweist. Es läßt sich aber doch nachweisen, daß die Außenwand der Epidermiszellen in dem der Kutikula angrenzenden Teil insofern einen schleimartigen Charakter zeigt, als diese Partie mit Jodjodkalium und Schwefelsäure ebenso wie der typische Schleim anderer Gattungen hellblau und nicht dunkelblau, wie Zellulose gefärbt wird.

Was die exomorphe Beschaffenheit des Phlox-Samens anlangt, so ähnelt derselbe dem Samen der *Collomia*-Arten. Er ist verhältnismäßig groß (Länge 2,5—4 mm, Breite 2—2,5 mm), elliptisch, mehr oder weniger zusammengedrückt. Seine Farbe ist grau, die Oberfläche runzelig. Das Nährgewebe ist stärker entwickelt als bei den bisher besprochenen Gattungen, der Keimling ist relativ klein.

Der Bau der Samenschale weicht von den anderen Polemoniaceen-Samen etwas ab. Die dünne Samenschale besteht nur aus der Epidermis und einigen zusammengedrückten Zellschichten. Die Epidermiszellen sind plattenförmig, von der Fläche gesehen ziemlich groß und polygonal gestaltet, auf dem Querschnitt niedrig. (Höhe 15—30 μ., Breite 45—120 μ.). Sie haben bei beiden Arten auf dem Samenquerschnitt ein etwas verschiedenes Aussehen, indem die Außenwand bei *Phlox Drummondii* nach außen schwach konvex vorspringt, während sie bei *Phlox paniculata* eingesunken ist und hier die Seitenwände als Leisten — dabei an benachbarten Zellen durch eine seichte Furche geschieden — über dem Epidermisniveau hervortreten. Die Außenwand und meist auch die Radialwände besitzen eine ziemliche Dicke und zeigen nur eine schwache Quellbarkeit. Die braungefärbten, zusammengedrückten Schichten werden durch eine ebenfalls braungefärbte Kutikula vom Nährgewebe getrennt. Eine eigentliche Pigmentschichte fehlt. Das Nährgewebe setzt sich aus nicht sehr dickwandigen Zellen zusammen und enthält ebenso wie der Embryo grob- und feinkörniges Aleuron und fettes Öl.

Phlox Drummondii Hook.

Hort. Erl.

Sa. 2,5 mm l., 1,5 mm br., zieml. flachgedr. Epidz. 20—30 μ. h., 45—50 μ. br., nicht sehr groß; Außenw. schwach konvex vorgewölbt.

Phlox paniculata L.

Hort. Montpellier.

Sa. 4 mm l., 2,5 mm br., zieml. dick. Epidz. 15—20 μ. h., 100—120 μ. br., groß, Außenw. in das Lumen eingesenkt.

Polemonium.

Zur Untersuchung gelangten die Samen von 5 Arten.

Die Samen besitzen eine längliche, unregelmäßige Gestalt und sind etwa 2—2,5 mm lang und 1—1,5 mm breit. Meist zeigen sie da, wo sie der Frucht-

wand angelegen sind, eine konvexe Fläche, und da, wo die einzelnen Samen in der Frucht aneinander stoßen, scharfe Kanten. Die Farbe der Samen ist schwarzbraun. Die Oberfläche der Samenschale wird von einer Schleimepidermis gebildet. Das Nährgewebe ist im Verhältnis zum Embryo etwas stärker entwickelt, als z. B. bei *Bonplandia*. Der Embryo besitzt ungefähr die Länge des Samens, das Würzelchen etwa die der Kotyledonen.

Die anatomische Struktur der Samenschale ist dieselbe wie bei *Bonplandia*. Die Samenschale setzt sich aus einer verschleimten Epidermis, einigen zusammengedrückten Zelllagen und der Pigmentschichte zusammen. Die meist braun gefärbte Schleimepidermis ist bei dieser Gattung nicht so stark quellbar wie die Samenepidermis der Arten von *Collomia, Gilia* usw. Bei *Polemonium grandiflorum* besitzt sie fast gar kein Quellungsvermögen. Die Zellen haben die Form niederer oder etwas höherer Prismen (Höhe 30—120 μ, Breite 30—40 μ) und enthalten stets eine oder mehrere ziemlich dicke Spiralbänder, die nur wenige Windungen aufweisen und bei den einzelnen Arten eine verschiedene Lage haben. Bei den Arten mit stärker verschleimten Epidermiszellen *(P. pauciflorum* u. *pulcherrimum)* bilden dieselben den innersten, an das Zellumen grenzenden Teil der Zellwand, während der Schleim nach außen liegt. Bei den Arten mit weniger verschleimten Epidermiszellen *(P. coeruleum, grandiflorum* u. *humile)* dagegen stehen die Spiralen scheinbar in Verbindung mit den Primärlamellen und bilden gleichsam eine spiralige Verdickungsleiste der primären Zellwand; der Schleim liegt in diesem Falle zum größten Teil nach innen und nimmt das ganze Zelllumen bis auf einen braunen langgezogenen Protoplasmarest ein. Die Primärlamellen sind an allen Samen nicht in Schleim umgewandelt; beim Befeuchten mit Wasser treten dieselben ebenso wie bei den Epidermiszellen des Leinsamens deutlich hervor. Die zusammengedrückten Schichten und die Pigmentschichte zeigen ungefähr dieselben Verhältnisse wie bei den *Collomia*-Arten. Die Zellen der Pigmentschichte sind etwas höher und besitzen ein etwas größeres Lumen. Das Nährgewebe und der Embryo enthalten fein- oder grobkörniges Aleuron und fettes Öl.

Polemonium coeruleum L.

Hort. Erl.

Sa. 2 mm l., 1 mm br. Epidz. 75 μ h., 30 μ br., nicht bes. stark quell.; Sp. den Primärl. anlieg.; Schl. innerhalb der Sp.; Lumen der Z. mit braunem Protoplasmarest.

Polemonium grandiflorum Benth.

Pringle n. 6930, Mexiko.

Sa. 2 mm l., 1,5 mm br. Epidz. 30 μ h., 35 μ br., fast gar nicht quellb.; Sp. mit den Primärl. in Verb.

Polemonium humile Willd.

Suksdorf, Washington.

Sa. 2,5 mm l., 1,5 mm br. Epidz. 30 μ h., 35 μ br., schwach quellb., mit dicker, verschl. Außenw.; Sp. den Primärl. anlieg.; Schl. innerhalb der Spd.

Polemonium pauciflorum Wats.

Pringle n. 2011, Mexiko.

Sa. 2,5 mm l., 1 mm br. Epidz. 100 μ h., 35—40 μ br., stark quell.

Polemonium pulcherrimum Hook.

Bourgeau, Rocky Mountains.

Sa. 2 mm l., 1 mm br. Epidz. 135 μ h., 20—30 μ br., stärker quell.

Pollenstruktur.

Allgemeiner Teil.

Die Pollenkörner der Polemoniaceen besitzen fast ausschließlich die Form einer Kugel oder eines an den Polen mehr oder weniger abgeflachten Ellipsoïds. Nur bei *Collomia aristella* stellt das Pollenkorn ein ziemlich regelmäßiges Pentagondodekaëder dar. Der Durchmesser des Pollens beträgt im allgemeinen 20—180 μ, bei den meisten Arten ungefähr 30—60 μ. Die kleinsten Durchmesser (20—30 μ) weisen *Gilia californica, dianthoides* und *pungens* auf, den größten (120—180 μ) *Cobaea macrostemma* und *scandens*. Die Farbe der meisten Pollenkörner ist am trockenen Material hellgelb bis braun.

Was nun die Exine betrifft, so ist dieselbe fast durchgehends (mit Ausnahme von *Gilia latifolia*, bei welcher die Exine annähernd glatt und nur äußerst fein punktiert ist,) mit leistenförmigen oder

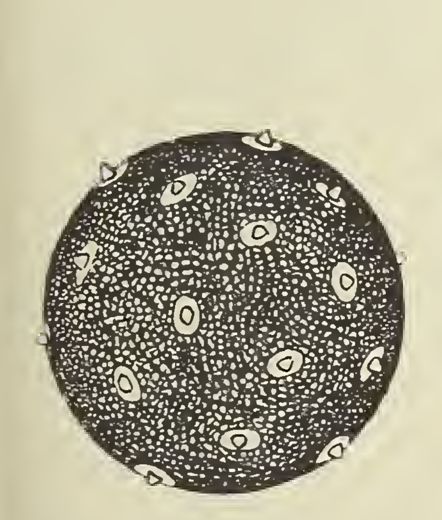


Fig. 1. Pollenkorn von *Bonplandia geminiflora*. Vergr. 400.

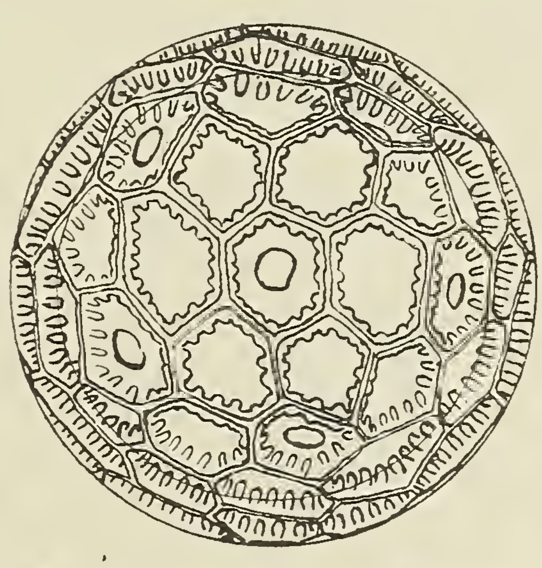


Fig. 2. Pollenkorn von *Cobaea scandens*. Vergr. 400.

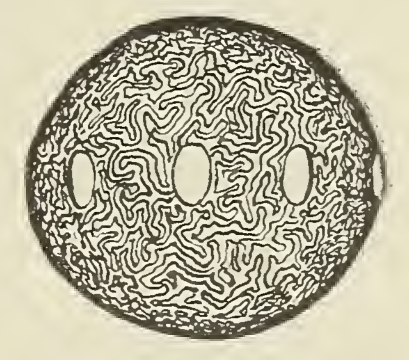


Fig. 3. Pollenkorn von *Collomia coccinea*. Vergr. 400.

warzigen Erhebungen bedeckt, zeigt aber in der Ausbildung und Anordnung der Verdickungsleisten und Warzen eine große Mannigfaltigkeit, selbst innerhalb desselben Genus. So sind zunächst die leistenförmigen Verdickungen der Exine bei einer großen Zahl der untersuchten Arten in Form eines groß- oder kleinwabigen Netzwerks mit polygonalen Maschen entwickelt. Bei stärkerer Vergrößerung erscheinen die netzartigen Leisten von der Fläche gesehen knotig verdickt. Die großwabige Struktur der Exine findet sich

nur bei kugeligen Pollen (*Cobaea, Phlox; Collomia chubutensis, gracilis; Gilia Bigelowii, dichotoma, pungens*), die kleinwabige in der Regel bei kugeligen Pollenkörnern (z. B. bei sehr vielen *Gilia*-Arten), seltener bei ellipsoïdischen. Mitunter sind die Maschen des Netzwerks so eng, das die Exine nur punktförmige Vertiefungen aufweist und gleichsam punktiert ist (z. B. *Gilia Harknessii*). Ein ziemlich kleinwabiges Netzwerk, das aus wellig gebogenen Leisten zusammengesetzt ist, findet sich auf der Exine von *Gilia glomeriflora*.

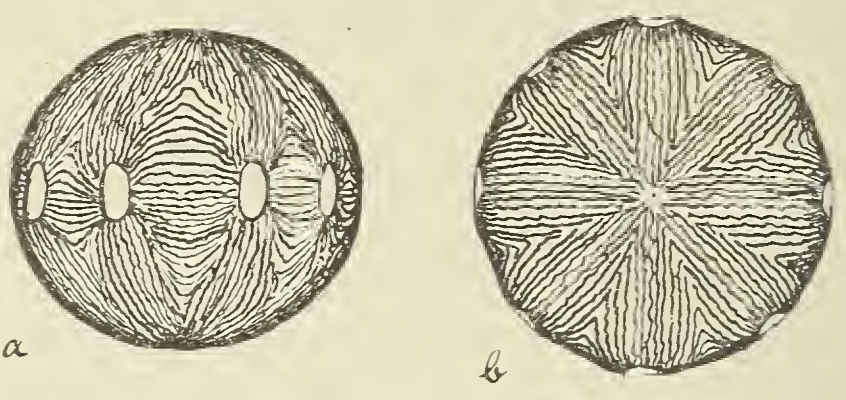


Fig. 4. Pollenkorn von *Collomia grandiflora*, a) von der Seite, b) von oben. Vergr. 400.

Ferner ist auf der Oberfläche zahlreicher Pollen eine sog. mäandrische Zeichnung anzutreffen. Dieselbe wird dadurch hervorgerufen, daß die in großer Zahl vorhandenen Verdickungsleisten unregelmäßig und eigentümlich hin- und hergebogen sind. Diese Struktur kommt bei mehreren *Gilia*- und *Collomia*-Arten vor. Ähnlich, aber nicht gleich ist die Anordnung und Ausbildung des Leistenwerks bei *Polemonium*. Bei dieser Gattung ist die Exine ebenfalls mit zahlreichen unregelmäßigen Verdickungsleisten versehen; nur treten dieselben stärker hervor und sind schwach oder eckig gebogen.

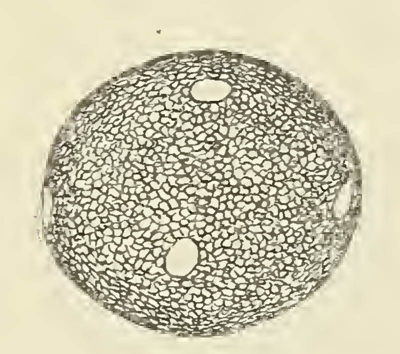


Fig. 5. Pollenkorn von *Collomia heterophylla*. Vergr. 400.



Fig. 6. Pollenkorn von *Loeselia coccinea*. Vergr. 400.



Fig. 7. Pollenkorn von *Polemonium coeruleum*. Vergr. 400.

Eine andere Gruppe von Pollenkörnern, die ellipsoïdisch gestaltet sind und äquatorial liegende Keimporen besitzen, zeigt die Verdickungsleisten am flacheren Teil der Oberfläche (an den Polen) in meridionaler, zwischen den äquatorialen Austrittstellen ungefähr in äquatorialer Richtung verlaufend. Bei dem Pentagondodekaëder-Pollen von *Collomia aristella* stehen die Verdickungsleisten senkrecht auf den Kanten der Fünfecke und nehmen gegen die in der Mitte der Fünfecke gelegene Austrittstelle allmählich ab. Weiter können

auch noch Übergänge zwischen den einzelnen beschriebenen Strukturformen der Exine auftreten oder sogar verschiedene Strukturformen zusammen an demselben Pollenkorn vorkommen. So stellt das Leistenwerk auf der Exine von *Gilia glomeriflora* einen Übergang von der wabigen Struktur zur mäandrischen Zeichnung dar, indem die Leisten nicht gerade, sondern mehr oder weniger gebogen sind. An dem Pollen von *Gilia aggregata* und einigen anderen Arten sind zwischen die netzartigen Leisten andere, mäandrische Linien bildende Verdickungsleisten eingestreut. Die warzige Beschaffenheit der Exine, die zugleich mit einer feinen Körnelung auftritt, ist entweder durch die Ausbildung von lediglich kleinen *(Bonplandia)* oder von feineren und gröberen *(Cantua, Loeselia)* Wärzchen bedingt.

Bezüglich der Austrittstellen des Pollenschlauches weichen die Pollenkörner der Polemoniaceen von dem sog. Dikotylentypus des Pollens wesentlich ab, indem die Zahl derselben stets größer als drei und oft eine ziemlich große ist. Die Austrittstellen sind dabei nie spaltenförmig, sondern stets elliptisch oder rund und relativ klein. Über die Zahl und Lage derselben ist folgendes zu sagen: die ellipsoïdischen Pollen mit 4—8 oder 9 Austrittstellen zeigen die letzteren im Äquator des Ellipsoïds gleichmäßig verteilt. Bei den meist kugeligen Pollenkörnern mit mehr als 8—10 Keimporen sind die letzteren ziemlich regelmäßig über die ganze Kugeloberfläche zerstreut. An den hierhergehörenden Pollen mit großwabiger Struktur befinden sich die Austrittstellen einzeln am Grunde der wabenartigen Vertiefungen, und zwar nicht in allen, sondern nur in einem kleineren Teile derselben. Eine besondere, aber nicht immer regelmäßige Anordnung der Poren kommt bei *Gilia achilleaefolia* und *capitata* vor, bei welchen der die Austrittstellen miteinander verbindende Bogen eine unregelmäßige Kurve auf der Pollenoberfläche darstellt. In zwei zur längeren Achse des Ellipsoïds parallelen Kreisen angeordnet erscheinen die Austrittstellen bei *Gilia inconspicua* und *tricolor*. Bei den Pentagondodekaëder-Pollen von *Collomia aristella* liegen die 12 Austrittstellen über die Oberfläche zerstreut, und zwar ist in der Mitte jedes Fünfecks eine Pore vorhanden. Eine ganz unregelmäßige Lage der Keimporen ist ferner bei verschiedenen *Gilia*-Arten zu beobachten. Zu erwähnen ist schließlich noch, daß die Austrittstellen einiger Pollen *(Bonplandia geminiflora, Loeselia* u. a.) mit einem kleinen Spitzchen aus kutinisierter Substanz bedeckt sind, das sich in konzentrierter Schwefelsäure von der Intine ablöst.

Das Verhalten der Exine bei der Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure ist bei den einzelnen Pollen ziemlich verschieden. Während sich die größere Hälfte der untersuchten Arten in konzentrierter Schwefelsäure rosa bis purpurrot färbt, bleibt ein Teil der Arten ungefärbt, andere dagegen nehmen eine gelbliche bis braune Farbe an.

Übersicht über die wichtigsten Strukturverhältnisse des Pollens der untersuchten Arten.

1. Gestalt.

Pollen kugelig:
Bonplandia; Cantua; Cobaea; Loeselia; Phlox; Polemonium; Collomia chubutensis, gracilis; Mehrzahl der *Gilia*-Arten.

Pollen ellipsoidisch:
Collomia, mit Ausnahme von *C. aristella, chubutensis* und *gracilis; Gilia*-Arten.

Pollen ein regelmäßiges Pentagondodekaëder darstellend:
Collomia aristella.

2. Exine.

Exine mit sehr großwabiger Struktur (Fig. 2):
Cobaea.

Exine mit ziemlich großwabiger Struktur:
Phlox; Collomia chubutensis und *gracilis.*

Exine mit kleinwabiger Struktur (Fig. 5);
Collomia gilioides, heterophylla, lanceolata, leptalea, linearis; Polemonium Mexicanum; Gilia-Arten.

Exine fast glatt:
Gilia latifolia.

Exine mit mäandrischem Leistenwerk (Fig. 3):
Collomia coccinea, stenosiphon; Gilia aggregata, coronopifolia, depressa, divaricata, filifolia, floccosa, inconspicua, linearis, Pringlei, tenerrima, valdiviensis, virgata, viscidula.

Exine mit meridional verlaufenden Leisten (Fig. 4):
Collomia grandiflora; Gilia crassifolia, grandiflora, Larseni, latiflora, Matthewsii, multiflora, Parishii, Schottii, setosissima.

Exine mit eckig oder wellig gebogenen, unregelmäßig verlaufenden Leisten (Fig. 7):
Polemonium mit Ausnahme von P. Mexicanum.

Exine mit größeren oder kleineren Wärzchen:
Bonplandia; Cantua; Loeselia.

3. Austrittstellen des Pollenschlauchs.

Pollen mit 4 Austrittstellen:
Gilia incisa.

Mit 5 Austrittstellen:
Gilia rigidula.

Mit 6 Austrittstellen:
Gilia latifolia, Parishii, pinnatifida.

Mit 7—10 Austrittstellen:
Collomia- und *Gilia*-Arten.

Mit 10—15 Austrittstellen:
Cantua; Collomia aristella, leptalea; Gilia-Arten.

Mit 15—20 Austrittstellen:
Gilia-Arten.

Mit mehr als 20 Austrittstellen:
Bonplandia; Cobaea; Loeselia; Phlox; Polemonium; Collomia gracilis, chubutensis; Gilia-Arten.
Austrittstellen äquatorial gelegen:
Collomia coccinea, grandiflora, lanceolata, linearis, stenosiphon; Gilia-Arten.
Austrittstellen regelmäßig über die Oberfläche verteilt:
Bonplandia; Cantua; Cobaea; Loeselia; Phlox; Polemonium; Collomia aristella, chubutensis, gilioides, gracilis, heterophylla, leptalea; Gilia-Arten.
Austrittstellen auf einer Kurve liegend:
Gilia achilleaefolia, capitata.
Austrittstellen ganz unregelmäßig liegend:
Gilia-Arten.
In konzentrierter Schwefelsäure Exine rosa bis purpurrot gefärbt:
Bonplandia; Cantua; Loeselia; Collomia-, Gilia-Arten:
In konzentrierter Schwefelsäure Exine nicht oder gelblich bis braun gefärbt:
Cobaea; Phlox, Polemonium.

Spezieller Teil.

Bonplandia.

Untersucht wurde die einzige bekannte Art, *Bonplandia geminiflora* Cav.

Der Pollen besitzt die Gestalt einer Kugel mit einem Durchmesser von 75—80 μ. Er ist hellgelb gefärbt und mit ziemlich feinwarziger Exine versehen. Die Austrittstellen des Pollenschlauchs, die in großer Menge (etwa 24) vorhanden sind, verteilen sich regelmäßig über die ganze Kugeloberfläche. In der Mitte jeder Keimpore befindet sich auf der Intine ein kleines Spitzchen aus Exinesubstanz, das in konzentrierter Schwefelsäure sich von der Intine ablöst. Die Exine nimmt in konzentrierter Schwefelsäure eine schwach rosa Färbung an.

Cantua.

Zu Gebote stand mir von dieser Gattung nur eine Art, *Cantua buxifolia* Lam.

Die Pollenkörner zeigen eine kugelige Form, deren Durchmesser 65—75 μ beträgt. Ihre Farbe ist gelblich. Die Oberfläche ist mit größeren und kleineren Wärzchen bedeckt. Zwischen denselben sind 12—15 regelmäßig verteilte Austrittstellen zu beobachten. In konzentrierter Schwefelsäure färbt sich die Exine purpurrot.

Cobaea.

Von dieser Gattung standen mir zwei Arten, *Cobaea macrostemma* und *scandens*, zur Verfügung.

Die Pollen dieser Gattung sind kugelig gestaltet und besitzen, mitunter bei derselben Art, eine verschiedene Größe (75—180 μ). Sie sind hellgelb, durchscheinend und werden sehr oft durch viszinartige Fäden in größeren Massen zusammengehalten. Auf ihrer Oberfläche lassen sie eine bienenwabenförmige Struktur erkennen, die durch netzartige Verdickungsleisten der Exine hervorgerufen wird. Bei starker Vergrößerung erscheinen die Leisten knotenförmig verdickt. Die zahlreich vorhandenen, zerstreut liegenden Austrittstellen befinden sich einzeln am Grunde nicht aller, sondern des kleineren Teiles der

wabenartigen Vertiefungen. Bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure tritt eine schwache Gelbfärbung der Exine ein.

Cobaea macrostemma Pav.

Durchm. 150—180 μ.

Cobaea scandens Cav.

Durchm. 75—150 μ.

Collomia.

Zur Untersuchung gelangten 12 Arten.

Der Pollen der geprüften Arten hat meist die Form eines an den Polen abgeflachten Ellipsoïds, bei *Collomia chubutensis* und *gracilis* die Form einer Kugel und bei *Collomia aristella* die eines Pentagondodekaëders. Die Größe des Pollendurchmessers beträgt 35—75 μ. Die Farbe des Pollenkorns ist gelb bis braun. Die Exine ist bei sämtlichen Arten mit schwachen leistenförmigen Verdickungen besetzt. Dieselben bilden bei dem einen Teil der Arten ein kleinwabiges *(Collomia gilioides, heterophylla, lanceolata, leptalea, linearis)*, bei dem anderen Teil (Maschen kleiner als bei *Cobaea)* ein ziemlich großwabiges *(Collomia chubutensis, gracilis)* Netzwerk. Die Pollenkörner von *Collomia coccinea* und *stenosiphon* zeigen die Verdickungsleisten vielfach gebogen, so daß sogenannte mäandrische Zeichnungen entstehen. An der Exine von *Collomia grandiflora* verlaufen die Leisten in meridionaler Richtung, zwischen den bei dieser Art nur in dem Äquator des Kornes gelegenen Keimporen in äquatorialer Richtung. Bei den Pentagondodekaëder-Pollen von *Collomia aristella* weist die Oberfläche Verdickungsleisten auf, die ungefähr senkrecht zu den Kanten der Fünfecke des Pentagondodekaëders gerichtet sind und gegen die Poren, von denen je eine in der Mitte jedes Fünfecks liegt, allmählich abnehmen. Die Austrittstellen des Pollenschlauchs sind bei *Collomia* entweder äquatorial gelegen (*Collomia coccinea, grandiflora, lanceolata, stenosiphon* mit 8, *linearis* mit 7—9 Keimporen), oder sie sind über die ganze Oberfläche annähernd gleichmäßig verteilt *(Collomia gilioides* mit 7—9, *leptalea* mit 12—15 Poren; *Collomia chubutensis, gracilis* mit zahlreichen Poren, bei letzteren am Grunde der Waben). Bei den Pentagondodekaëder-Pollen von *Collomia aristella* sind, wie schon oben erwähnt wurde, 12 Keimporen vorhanden, und zwar je eine in der Mitte jedes Fünfecks. In konzentrierter Schwefelsäure zeigt die Exine eine schwächere oder intensivere rote Färbung (mit Ausnahme der kugeligen Pollen von *Collomia chubutensis* und *gracilis)*.

Collomia aristella Gray.

Gest. ein Pentagondodekaëder; Durchm. 40—45 μ. Ex. mit leistenа. Verd., welche senkrecht zu den Kanten der Fünfecke verlaufen. Austr.-St. 12, je eine in der Mitte jedes Fünfecks. In konz. Schwefels. Ex. schwach rosa.

Collomia chubutensis Speg.

P. kug.: Durchm. 40—50 μ. Ex. mit zieml. großw. Netzw. Austr.-St. zahlr., zerstr., am Gr. der Waben. In konz. Schwefels. keine Rotf.

Collomia coccinea Benth.

P. ellips.; Durchm. 60—75 μ. Ex. mit mäandr. Leistenw. Austr.-St. 8, äqu. In konz. Schwefels. schwach rosa.

Collomia gilioides Benth.

P. ellips.; Durchm. 40—50 μ. Ex. mit zieml. kleinw. Netzw. Austr.-St. 6—8, zerstr. In konz. Schwefels. Ex. rot.

Collomia gracilis Benth.

Durchm. des P. 40—45 μ. Sonst wie *C. chubutensis.*

Collomia grandiflora Dougl.

P. ellips.; Durchm. 65—75 μ. Ex. mit Verd.-L., die meist mer., zwischen den äqu. Austr.-St. in äqu. Richtung verlaufen. Austr.-St. meist 8, äqu. In konz. Schwefels. Ex. rot.

Collomia heterophylla Hook.

Wie *C. gilioides.*

Collomia lanceolata Greene.

P. ellips.; Durchm. 50—60 μ. Ex. mit zieml. kleinw. Leistenw. Austr.-St. 8, äqu. In konz. Schwefels. rot.

Collomia leptalea Gray.

P. ellips.; Durchm. 35—45 μ. Ex. mit kleinw. Netzw., das von unregelm. verl. Leisten durchzogen wird. Austr.-Str. 12—15, zerstr. In konz. Schwefels. rot.

Collomia linearis Nutt.

Durchm. 40—45 μ. Sonst wie *C. lanceolata.*

Collomia stenosiphon Kunze.

Wie *C. coccinea.*

Gilia.

Für die Untersuchung der Pollenkörner standen mir von dieser Gattung 59 Arten zur Verfügung.

Die kugeligen oder mehr ellipsoïdisch gestalteten Pollenkörner sind nicht besonders groß (20—60 μ) und besitzen meist eine gelbe bis braune Farbe. Auf ihrer Oberfläche sind sie, abgesehen von den glatten Pollenkörnern von *Gilia latifolia*, fast durchgehends mit schwächeren oder stärkeren Verdickungsleisten besetzt, welche je nach ihrer Ausbildung und Anordnung ein verschiedenes Aussehen der Exine verursachen. So ist die Exine von *Gilia Bigelowii. dichotoma* und *pungens* ähnlich wie bei *Cobaea* mit einem netzartigen, jedoch ziemlich engmaschigen Leistenwerk überzogen; von dieser kleinwabigen Struktur finden sich alle Stadien bis zu einer mit punktförmigen Vertiefungen besetzten Oberfläche, bei welcher die Maschen des Netzwerks so eng sind, daß sie wie feine Punkte erscheinen (wie z. B. bei *Gilia Harknessii)*. Bei allen diesen Pollen mit wabiger Oberfläche sind die Verdickungsleisten gerade und umschließen eine polygonale Vertiefung. Eine große Zahl der untersuchten Pollenkörner ist dagegen mit einem Leistenwerk versehen, welches aus unregelmäßig hin- und hergebogenen, leistenartigen Verdickungen der Exine zusammengesetzt ist und sog. mäandrische Zeichnungen bildet. Eine andere Anordnung der Leisten auf der Exine kommt ferner öfters bei den Arten vor, welche nur äquatoriale Austrittstellen besitzen. Die meist ellipsoïdisch gestalteten Pollenkörner zeigen dann die Verdickungsleisten annähernd in meridionaler Richtung verlaufend. Zwischen den Keimporen nehmen sie allmählich von oben und unten gegen den Äquator zu einen äquatorialen Verlauf an. Schließlich können auch noch durch regellose Anordnung und Ausbildung der Verdickungsleisten auf der Exine ganz unregelmäßige Zeichnungen entstehen.

Die Zahl und Lage der bei den *Gilia*-Arten vorhandenen Keimporen ist eine sehr verschiedene. Bei den Pollen mit 4, 5, 6, 7, 8 und 9 Poren sind dieselben meist im Äquator des abgeflachten Ellipsoïds gelegen. Die größere Hälfte der Arten besitzt 10—35 Keimporen; bei diesen Pollenkörnern, die meist kugelige Gestalt haben, sind die Austrittsstellen ungefähr gleichmäßig über die ganze Kugeloberfläche zerstreut. Mitunter aber sind dieselben auch mehr oder weniger unregelmäßig angeordnet. So liegen die Austrittstellen an dem ellipsoïdischen Pollen von *Gilia achilleaefolia* und *capitata* auf einer unregelmäßigen Kurve. *Gilia inconspicua* und *tricolor* zeigen die Keimporen öfters in zwei ungefähr parallelen Kreisen angeordnet, die oberhalb und unterhalb des Äquators sich befinden und parallel zur größeren Achse des Ellipsoïds liegen. Eine

gänzlich regellose und ungleiche Verteilung der Austrittstellen fand ich bei *Gilia filifolia, floccosa, laciniata, multicaulis* und *virgata*. Die Poren sind fast überall rundlich bis elliptisch und mittelgroß. Äußerst kleine Keimporen besitzt *Gilia glomeriflora*. Bei *Gilia Parryae* ist ebenso wie bei *Bonplandia geminiflora* die Austrittstelle des Pollenschlauchs mit einem Spitzchen aus kutinisierter Substanz bedeckt, das sich bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure ablöst. In konzentrierter Schwefelsäure färbt sich die größere Zahl der Pollen rosa bis dunkelrot.

Gilia achilleaefolia Benth.

P. ellips.; Durchm. 40—45 μ. Ex. mit unregelm. verlaufenden Leisten. Austr.-St. 8—10, in einer unregelm. Kurve angeordnet. In konz. Schwefels. rot.

Gilia aggregata Spreng.

P. ellips.; Durchm. 45—60 μ. Ex. mit unregelm. netzf. Leistenw., das öfters mäandr. Zeichnungen bildet. Austr.-St. 7, äqu. In konz. Schwefels. schwach rosa.

Gilia androsacea Steud.

P. kug.; Durchm. 35—45 μ. Ex. mit kleinw. Netw. Austr.-St. 15—20, gleichm. vert. In konz. Schwefels. keine Rotf.

Gilia atractyloides Steud.

Ex. mit kleinw. Netzw., von unregelm. Streifen durchzogen. Austr.-St. 10—12. In konz. Schwefels. rot. Sonst wie *G. androsacea*.

Gilia aurea Nutt.

P. wie bei *G. androsacea*.

Gilia Bigelowii Gray.

Durchm. des P. 25—35 μ. Ex. mit etw. größerw. Netzw. Austr.-St. 25—30. Sonst wie *G. androsacea*.

Gilia Bolanderi Gray.

Ex. mit sehr kleinw. Netzw., so daß sie bei schwächerer Vergrößerung punktiert erscheint. Austr.-St. 25—30. Sonst wie *G. androsacea*.

Gilia brevicula Gray.

P. wie bei *G. androsacea*.

Gilia californica Benth.

Durchm. des P. 20—30 μ. Austr.-St. 20—30. Sonst wie *G. androsacea*.

Gilia capitata Sims.

Austr.-St. 7—8. Sonst wie *G. achilleaefolia*.

Gilia ciliata Benth.

Durchm. 30—40 μ. Sonst wie *G. Bolanderi*.

Gilia congesta Hook.

Durchm. 35—40 μ. Sonst wie *G. aggregata*.

Gilia coronopifolia Pers.

P. ellips.; Durchm. 40—50 μ. Ex. mit feinen, wenig hervortretenden, mäandr. Zeichnungen. Austr.-St. 8—9, äqu. In konz. Schwefels. Rotf.

Gilia crassifolia Benth.

P. ellips.; Durchm. 40—50 μ. Ex. mit mer., zwischen den äqu. Austr.-St. äqu. verlaufenden Leisten. Austr.-St. 7—8, äqu. In konz. Schwefels. Rotf.

Gilia densiflora Benth.

Durchm. 30—40 μ. Sonst wie *G. Bolanderi.*

Gilia densifolia Benth.

P. kug.; Durchm. 50—60 μ. Austr.-St. zieml. regelm. zerstr. Sonst wie *G. achilleaefolia.*

Gilia depressa Jones.

Durchm. 30—40 μ. Austr.-St. 7—8. In konz. Schwefels. schwach rosa. Sonst wie *G. coronopifolia.*

Gilia dianthoides Endl.

Durchm. 20—30 μ. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia dichotoma Benth.

P. kug.; Durchm. 25—30 μ. Ex. mit etw. größerw. Struktur. Austr.-St. 12, regelm. zerstr. In konz. Schwefels. keine Rotf.

Gilia divaricata Torr.

P. kug.; Durchm. 30—40 μ. Ex. mit feinen, mäandr. Zeichnungen. Austr.-St. 8—10, regelm. vert. In konz. Schwefels. purpurrot.

Gilia filifolia Nutt.

Austr.-St. 10—12, unregelm. vert. Sonst wie *G. divaricata.*

Gilia floccosa Gray.

Durchm. 40—50 μ. Sonst wie *G. divaricata.*

Gilia glomeriflora Benth.

P. kug.-ellips.; Durchm. 30—40 μ. Ex. mit zieml. kleinw. Struktur; Waben mit geb. Leisten. Austr.St. zahlr., klein, in den Waben, ringsum zerstr. In konz. Schwefels. rosa.

Gilia grandiflora Gray.

Durchm. 50—60 μ. Sonst wie *G. crassifolia.*

Gilia Harknessii Curran.

Durchm. 25—35 μ. Austr.-St. 15—18. Sonst wie *G. Bolanderi.*

Gilia incisa Benth.

P. ellips.; Durchm. 30—40 μ. Ex. mit sehr kleinw., anscheinend punktierter Oberfl. Austr.-St. 4, äqu., rel. groß, elliptisch. In konz. Schwefels. schwach rosa.

Gilia inconspicua Dougl.

P. kug.; Durchm. 35—45 μ. Ex. mit mäandr. Zeichnungen. Austr.-St. 12, oft ohne jede Regel vert., manchmal in 2 parallelen Kreisen angeordnet. In konz. Schwefels. schwach rosa.

Gilia intertexta Steud.

In konz. Schwefels. Rotf. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia laciniata Ruiz et Pav.

P. kug.; Durchm. 35—45 μ. Ex. mit unregelm. verl. Leisten (mitunter mit mäandr. Zeichnungen). Austr.-St. 12, unregelm. zerstr. In konz. Schwefels. schwach rosa.

Gilia Larseni Gray.

Durchm. 45—55 μ. Sonst wie *G. crassifolia.*

Gilia latiflora Gray.

Wie *G. Larseni.*

Gilia latifolia Wats.

P. ellips.; Durchm. 30—35 μ. Ex. fast ganz glatt, mit äußerst feiner Punktierung. Austr.-St. 6, äqu. In konz. Schwefels. keine Rotf.

Gilia Lemmoni Gray.

Durchm. 30—40 μ. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia leucocephala Gray.

Durchm. 30—35 μ. In konz. Schwefels. rot. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia linearis Gray.

Durchm. 35—45 μ. Austr.-St. 7. Sonst wie *G. coronopifolia.*

Gilia liniflora Benth.

Ex. sehr kleinw., punktiert erscheinend. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia Matthewsii Gray.

Durchm. 30—40 μ. Sonst wie *G. crassifolia.*

Gilia micrantha Steud.

Durchm. 30—40 μ. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia minima Gray.

Durchm. 30—35 μ. In konz. Schwefels. schwach rosa. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia multicaulis Benth.

Durchm. 40—50 μ. Austr.-St. 9—12. Sonst wie *G. laciniata.*

Gilia multiflora Nutt.

Wie *G. crassifolia.*

Gilia Navarretia Steud.

P. kug.-ellips.; Durchm. 30—35 μ. Ex. mit zieml. kleinw. Netzw. Austr.-St. 12—18, regelm. vert. In konz. Schwefels. Rotf.

Gilia Parishii Pet.

Durchm. 40—45 μ. Austr.-St. 6. Sonst wie *G. crassifolia.*

Gilia Parryae Gray.

P. kug.; Durchm. 20—35 μ. Ex. mit sehr kleinw. Netzw. Austr.-St. 8—10. regelm. vert., mit einem kleinen Spitzchen versehen. In konz. Schwefels. keine Rotf.

Gilia pinnatifida Nutt.

P. kug.; Durchm. 30—40 μ. Ex. mit sehr kleinw. Netw., von unregelm. Leisten durchzogen. Austr.-St. 6, äqu. In konz. Schwefels. Braunfärbung.

Gilia polycladon Torr.

P. ellips.; Durchm. 30—40 μ. Ex. mit zieml. kleinw. Netzw. Austr.-St. 8—9, äqu. In konz. Schwefelsäure schwach rosa.

Gilia Pringlei Pet.

Durchm. 35—45 μ. Sonst wie *G. divaricata.*

Gilia pungens Benth.

Wie *G. dichotoma.*

Gilia pusilla Benth.

Durchm. 30—35 μ. Sonst wie *G. Bolanderi.*

Gilia rigidula Benth.

P. ellips.; Durchm. 40—45 μ. Ex. sehr kleinw., anscheinend punktiert. Austr.-St. 5, äqu. In konz. Schwefels. keine Rotf.

Gilia Schottii Gray.

Wie *G. crassifolia.*

Gilia setosissima Gray.

Wie *G. crassifolia.*

Gilia squarrosa Hook.

Austr.-St. 10—12. Sonst wie *G. Navarretia.*

Gilia tenella Benth.

Durchm. 40—55 μ. Austr.-St. 25—35. Sonst wie *G. androsacea.*

Gilia tenerrima Gray.

Austr.-St. 15—20. Sonst wie *G. divaricata.*

Gilia tricolor Benth.

Durchm. 25—35 μ. Ex. mit unregelm. verlaufenden Leisten. Sonst wie *G. inconspicua.*

Gilia valdiviensis Griseb.

Durchm. 35—45 μ. Austr.-St. 6—8, entw. auf einer Kurve o. annäh. äqu. liegend. Sonst wie *G. coronopifolia.*

Gilia virgata Steud.

P. kug.; Durchm. 30—40 μ. Ex. mit sehr feinem, mäandr. Leistenw. Austr.-St. 10—12, unregelm. zerstr. In konz. Schwefels. schwach rosa.

Gilia viscidula Gray.

Austr.-St. zieml. regelm. vert. Sonst wie *G. virgata.*

Loeselia.

Untersucht wurden von dieser Gattung 5 Arten.

Der Pollen der geprüften Arten besitzt eine kugelige Form, die einen Durchmesser von 45—60 μ aufweist. Seine Farbe ist hellgelb. Die Exine zeigt

eine Körnelung und ist außerdem meist mit kleinen und größeren Wärzchen besetzt. Die Zahl der Keimporen beträgt 20—24; dieselben verteilen sich regelmäßig auf die Oberfläche. Über jeder Pore sitzt ein kleines Spitzchen aus kutinisierter Substanz. In konzentrierter Schwefelsäure tritt eine Rotfärbung der Exine ein.

Loeselia ciliata L.

Durchm. 45—50 μ. Ex. sehr fein gek.

Loeselia coccinea Don.

Durchm. 50—60 μ. Ex. fein gek., mit größeren u. kleineren Wärzchen

Loeselia coerulea Don.

Durchm. 50—60 μ. Sonst wie *L. coccinea.*

Loeselia glandulosa Don.

Wie *L. coccinea.*

Loeselia involucrata Don.

Wie *L. ciliata.*

Phlox.

Zur Untersuchung gelangten 11 Arten.

Die Pollenkörner zeigen durchweg kugelige Gestalt mit einem Durchmesser von 25—50 μ. Die Exine ist wie bei *Cobaea* mit einem wabenartigen, jedoch engermaschigen Netzwerk überzogen. Die zahlreichen kleinen Austrittstellen befinden sich einzeln am Grunde der Waben und sind annähernd gleichmäßig über die Oberfläche zerstreut. Mit konzentrierter Schwefelsäure bleiben die Pollen ungefärbt.

Phlox amoena Sims.

Hort. Erl.

Durchm. 35—40 μ.

Phlox Drummondii Hook.

Durchm. 30—40 μ.

Phlox Hoodii Rich.

Durchm. 30—40 μ.

Phlox maculata L.

Durchm. 40—45 μ.

Phlox nana Nutt.

Durchm. 35—45 μ.

Phlox pilosa L.

Durchm. 25—30 μ.

Phlox reptans Michx.

Durchm. 40—50 μ.

Phlox sibirica L.

Durchm. 35—45 μ.

Phlox speciosa Pursh.

Durchm. 30—35 μ.

Phlox Stellaria Gray.

Durchm. 35—40 μ.

Phlox subulata L.

Durchm. 25—35 μ.

Polemonium.

Von dieser Gattung wurden 6 Arten untersucht.

Die kugelig bis ellipsoïdisch gestalteten Pollen haben einen Durchmesser von 30—55 μ und sind meist durchscheinend und gelb bis grünlich gefärbt. Ihre Oberfläche ist mit stark hervortretenden, schwach bis eckig gebogenen und unregelmäßig verlaufenden Leisten versehen. Bei *Polemonium Mexicanum* ist die Exine mit einem kleinwabigen Leistenwerk überzogen. Die regelmäßig über die Kugeloberfläche verteilten Austrittstellen sind verhältnismäßig klein und in großer Menge vorhanden. Bei Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure zeigen die Pollenkörner eine Gelbfärbung.

Polemonium antarcticum Griseb.

Durchm. des P. 30—40 μ. Ex. mit zieml. starken, schwach od. eckig geb. Leisten.

Polemonium coeruleum L.

Durchm. 40—50 μ. Sonst wie *P. antarcticum.*

Polemonium flavum Greene.

Durchm. 45—55 μ. Ex. mit schwach wellig geb. Leisten.

Polemonium grandiflorum Benth.

Wie *P. flavum.*

Polemonium humile Willd.

Durchm. 35—45 μ. Sonst wie *P. flavum.*

Polemonium Mexicanum Cerv.

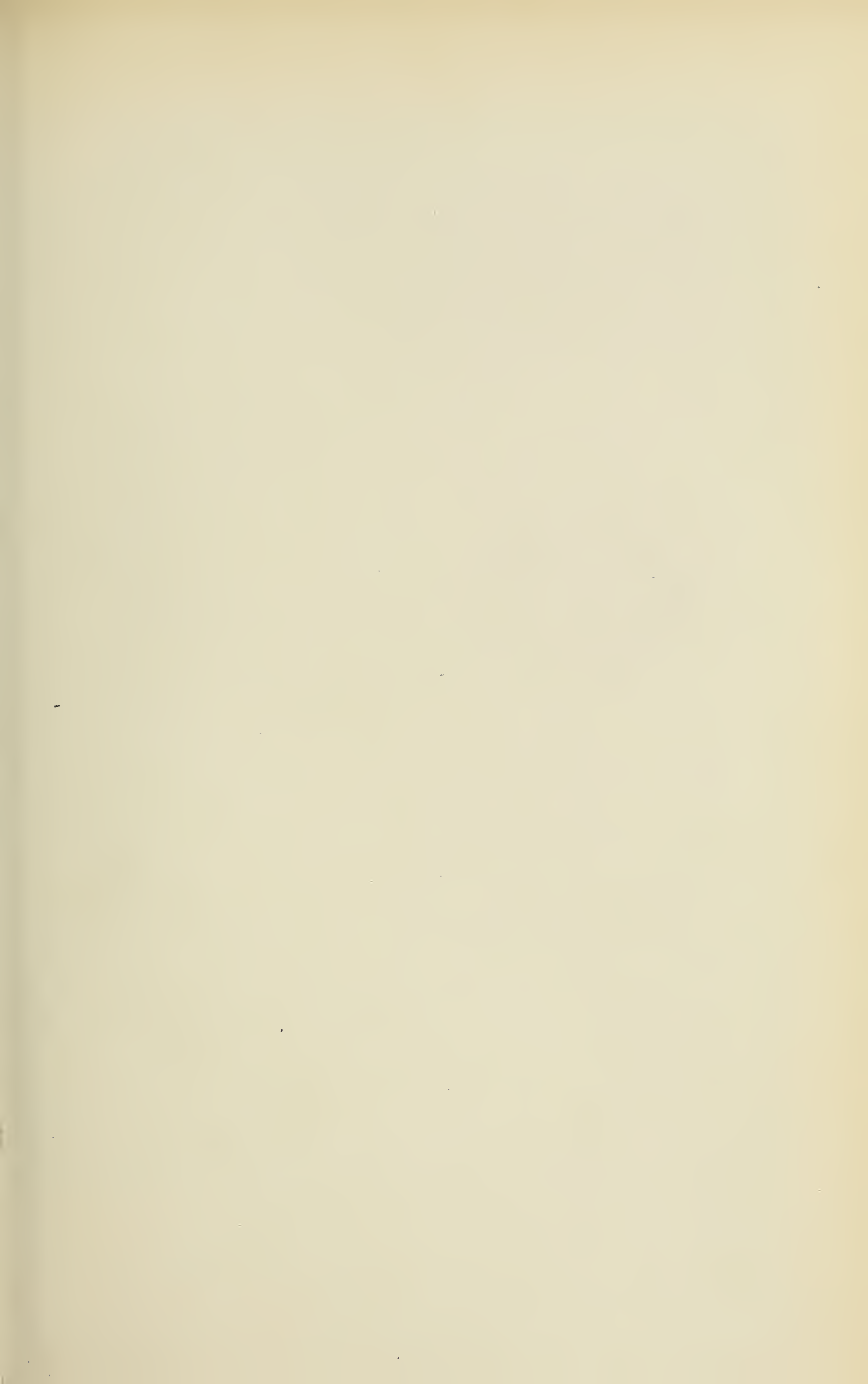
Durchm. 35—45 μ. Ex. mit kleinw. Leistenw. aus unregelm. geb. Leisten.

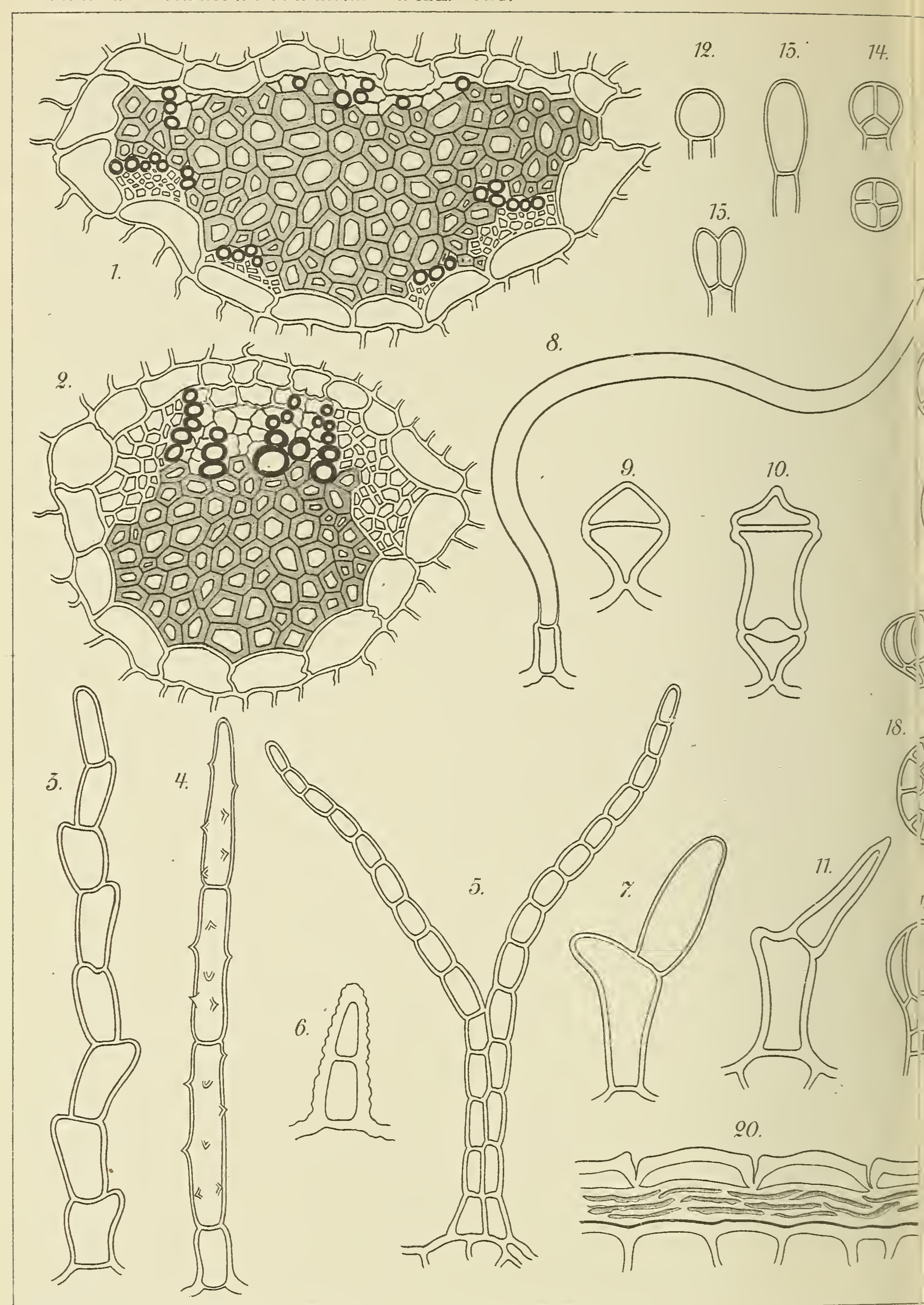
Abbildungen.

Fig. 1. Gefäßbündel des Mittelnerven von *Gilia leucocephala.*
Fig. 2. Gefäßbündel des Mittelnerven von *Gilia aurea.*
Fig. 3—11. Deckhaare.
Fig. 3. *Gilia dianthoides.*
Fig. 4. *Gilia floccosa.*
Fig. 5. *Gilia congesta.*
Fig. 6. *Collomia linearis.*
Fig. 7. *Gilia setosissima.*
Fig. 8. *Gilia densifolia.*
Fig. 9 u. 10. *Gilia pinnatifida.*
Fig. 11. *Phlox Drummondii.*
Fig. 12—19. Drüsenköpfchen.
Fig. 12. *Polemonium coeruleum.*
Fig. 13. *Phlox nana.*
Fig. 14. *Loeselia coerulea.*
Fig. 15. *Phlox Drummondii.*
Fig. 16. *Gilia aurea.*
Fig. 17. *Gilia androsacea.*
Fig. 18. *Gilia viscidula.*
Fig. 19. *Gilia pinnatifida.*
Fig. 20—25. Querschnitte durch die Samenschale.
Fig. 20. *Phlox Drummondii.*
Fig. 21. *Gilia polycladon.*
Fig. 22. *Gilia depressa.*
Fig. 23. *Cobaea scandens.*
Fig. 24. *Polemonium coeruleum.*
Fig. 25. *Gilia Harknessii.*

Vergrößerung.

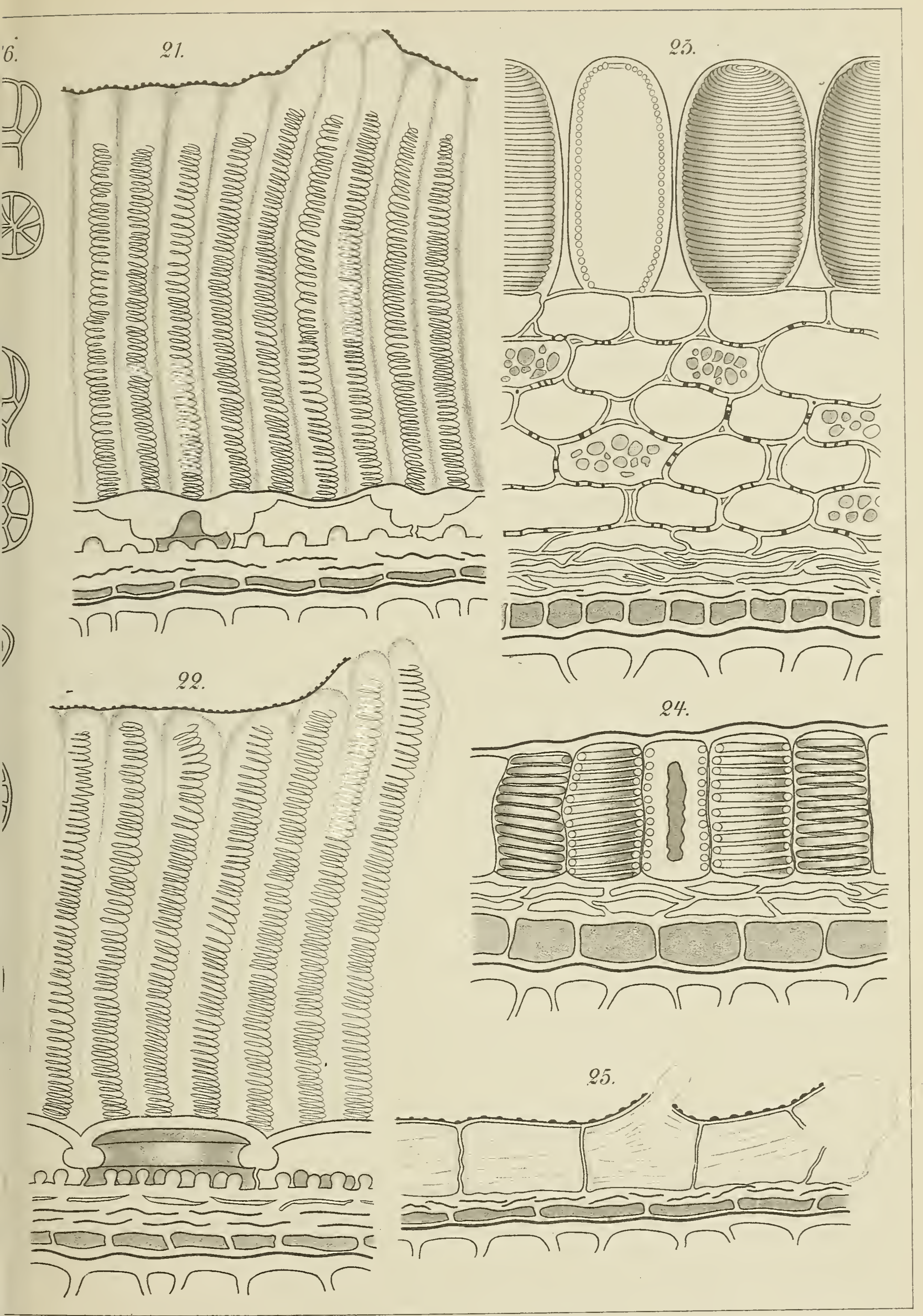
Fig. 5 u. 8 = 100.
Fig. 3, 4 u. 23 = 150.
Fig. 6, 7, 9, 10, 11 = 200.
Fig. 12—19 = 250.
Fig. 20, 21, 22, 24, 25 = 300.
Fig. 1 u. 2 = 340.





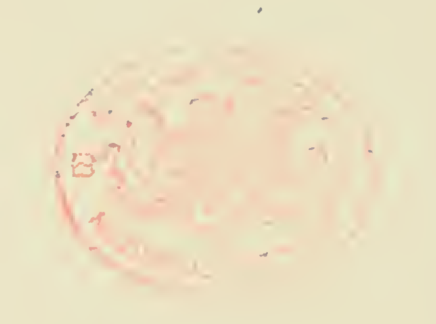
Hüller del.

Verlag von C.H



n Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



Die Streifung der Tracheidenmembran im Koniferenholz.[1])

Von

Walther Krieg

cand. rer. nat., Bern.

Mit Tafel IX bis XII.

Die Streifung von Zellmembranen ist eine weit verbreitete Erscheinung und öfter Gegenstand der Untersuchung gewesen. In neuerer Zeit haben sich mit dieser Frage Dippel, Correns und Gothan eingehender beschäftigt. Die Ergebnisse dieser sowie älterer Forscher weichen aber in wesentlichen Punkten von einander ab, so daß weitere Untersuchungen nicht überflüssig schienen. Besonders die im letzten Jahr erschienene Arbeit Gothans, die das Wesen der Streifung von einem durchaus neuen Gesichtspunkt erfaßt, fordert eine Nachprüfung, die ich auf Anregung des Herrn Geheimrat S. Schwendener, dem ich an dieser Stelle für seine wertvolle Unterstützung den wärmsten Dank ausspreche, an die Hand genommen habe. Meine Untersuchungen beschränken sich auf einige unserer verbreitetsten Nadelhölzer. Um allfällige Abweichungen festzustellen, habe ich noch ein paar fremde Arten herbeigezogen. Daß sich meine im folgenden mitgeteilten Befunde in manchen Teilen fast ausschließlich gegen die Ausführungen Gothans wenden, ist in dessen Ausnahmestellung begründet. Nichtsdestoweniger muß seine Arbeit eine verdienstliche genannt werden, da sie ein bisher unberücksichtigtes Element, nämlich die Spaltenbildung, zur Geltung gebracht hat. In der allzu starken Betonung dieser Erscheinung, die Gothan, unter völliger Vernachlässigung aller übrigen, für die Erforschung des Wesens der Streifung bisher beigebrachten Tatsachen, geradezu als die einzige Ursache der Streifung bezeichnet, erblicke ich gerade die Schwäche von Gothans Streifungstheorie und hoffe diese meine Ansicht genügend begründen zu können.

[1]) Diese Arbeit wurde unter der Leitung des Herrn *Prof. Dr. S. Schwendener* im Winter 1905/6 im bot. Institut der Universität Berlin gemacht.

Bevor des nähern auf die Streifung eingegangen wird, erscheint es geboten, mit ein paar Worten die Natur dieser Erscheinung auseinanderzusetzen, und dadurch dem Leser die Möglichkeit zu bieten, eine Vorstellung von der Sache zu gewinnen. Obschon die Streifung so typisch ist, daß man glauben sollte, sie könne mit etwas anderem nicht verwechselt werden, ist dies doch vielfach geschehen. Aber auch abgesehen davon ist das, was mit Streifung bezeichnet zu werden pflegt, von den Autoren verschieden beurteilt worden. Nach den einen ist die Streifung eine Lamellierung der Membran senkrecht zur Schichtung (Nägeli), nach anderen eine Spiralverdickung (Dippel); eine dritte Gruppe von Autoren, vor allem Correns, erkennt in der Streifung eine Kombination dieser beiden Faktoren; einzig nach Gothan beruht sie auf Spaltenbildung.

Vorkommen der Streifung bei Nadelhölzern.

Es war mir nicht darum zu tun, die Verbreitung der Streifung unter den Gymnospermen festzustellen, weil dies für die Erkenntnis der Natur dieser Erscheinung, die ich mir zur Aufgabe gestellt hatte, nicht von Belang ist. Man findet bei Gothan Angaben über das Vorkommen der Streifung und kann schon daraus ersehen, daß sie eine unter den Gymnospermen sehr verbreitete Erscheinung ist. Als Objekte für meine Untersuchung wählte ich vor allem *Pinus silvestris,* ferner *Picea excelsa, Larix europaea, Taxus baccata* (letzteres Holz, um daran eine für die Beurteilung des Wesens der Streifung wichtige, mit ihr oft verwechselte Bildung zu studieren, die sog. „Spiralverdickung"), *Pseudotsuga taxifolia* und einige andere Koniferen-Spezies.

Lokalisierung der Streifung innerhalb des Holzkörpers.

Die Streifung findet sich ganz vorwiegend auf der Unterseite (Druckseite) mehr oder weniger horizontaler Zweige, die im Wachstum meist zugleich die geförderte ist (Hyponastie). Gothan nennt dieses großenteils aus gestreiften Tracheiden sich aufbauende Holz, das durch rötliche Färbung ausgezeichnet ist und deshalb schon lange als Rotholz bezeichnet wurde, „verkerntes Holz", weil es in seinen Eigenschaften mit dem bekannten Kernholz übereinstimmen soll. Eine genaue Untersuchung lehrt, daß häufig auch auf der Zweigoberseite vereinzelte schmale Zonen gestreifter Tracheiden auftreten, die makroskopisch ebenfalls an der rötlichen Färbung kenntlich sind. Es zeigt sich dann, daß innerhalb dieser Rotholzpartien dem Frühholz und oft auch den letzten Herbstzellen die Streifung fehlt, daß sie dagegen im allgemeinen am schönsten in der Mittelschicht des Jahrringes ausgebildet ist. Letzteren Umstand betont Gothan ganz besonders und verwendet ihn zur Begründung seiner Spaltentheorie, wie ich kurz seine Theorie über das Wesen der Streifung bezeichnen will. Seine Behauptung aber, daß die Streifung den dickwandigsten Tracheiden fehlt, kann ich

nicht bestätigen. Oft erweisen sich gerade die dickwandigsten Zellen gestreift, während die Streifung dünnwandigeren abgeht.

Von größerer Bedeutung ist die Frage nach dem ersten Auftreten der Streifung. Zur Beantwortung eignet sich am besten die Betrachtung von Längsschnitten (ob radial, ob tangential, ist vollkommen gleichgültig), da auf Querschnitten die Streifung mit bedeutend geringerer Sicherheit sich nachweisen läßt. In vielen Fällen vermochte ich die Streifung mit aller Bestimmtheit in der dritten Tracheidenreihe (vom Cambium an gezählt) zu erkennen, in einem Fall, nämlich an einem achtjährigen Zweig von *Pinus silvestris,* schon in der zweiten Reihe. Es mag gleich hier betont werden, daß mit wenigen Ausnahmen die Hoftüpfel mit „Tüpfelrissen" (Gothans Bezeichnung), auf die ich später ausführlich zu sprechen komme, und die Streifung in denselben Zellen sich finden. — In einem vierjährigen Zweig von *Pinus silvestris* schlossen sich an das Cambium 18—20 ungestreifte Tracheiden mit runden Hoftüpfelporen an, auf die eine gestreifte und mit „Tüpfelrissen" versehene Zone folgte.

Auch an *Picea excelsa* konnte ich einmal die Streifung in der vorletzten Tracheidenreihe nachweisen. Auch hier treten, wie bei *Pinus,* nicht selten zwischen deutlich gestreiften und mit „Tüpfelrissen" versehenen Tracheiden schmale Zonen mit schwacher oder fehlender Streifung und mit rundporigen Hoftüpfeln auf. *Pseudotsuga taxifolia,* die nebst der Streifung die später zu behandelnde „Spiralverdickung" aufweist, zeigte ebenso in einem Fall von der jüngsten Tracheidenreihe an Streifung; die an das Cambium sich anlehnende Zellreihe besaß Ringverdickung. Die Zweigoberseite, die durch helle Färbung von der rötlichen Unterseite scharf unterschieden ist, enthält außer dünnwandigen weitlumigen Frühzellen mit rundporigen Hoftüpfeln nur Tracheiden mit Ring-, Schrauben- und Netzleisten, also mit „Spiralverdickung". Ausnahmen hiervon können vorkommen. Auf der Unterseite dagegen herrschen bei weitem die gestreiften Tracheiden vor, nur schmale Streifen der letzten Herbstzellen besitzen Verdickungsleisten. Die Membranen der gestreiften und der mit Verdickungsleisten ausgestatteten Tracheiden sind in Bezug auf Dicke von einander nicht verschieden.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Frage nach dem zeitlichen ersten Erscheinen der Streifung; denn es ließe sich ja denken, daß an älteren Zweigen durch Prozesse, die mit der Verkernung zusammenhängen, auch schon das jüngste Holz Veränderungen erleidet. Solchen teils mechanischen, teils chemischen Einwirkungen schreibt gerade Gothan die Entstehung der Streifung zu, die nach ihm nichts anderes als eine Spaltenbildung ist. Er hebt darum auch wiederholt hervor, daß Streifung und „Tüpfelrisse" dem Splint abgehen und nur im trockenen Kern sich finden, was nach obigen Beispielen unrichtig ist. Daß diese Behauptung nicht ganz zutrifft, konnte übrigens auch Gothan nicht verborgen bleiben. Er gibt an, daß *Taxodium* „meist ein außerordentlich starkes Kernholz besitzt und die Streifung hier auch im „Splint" öfters ziemlich stark

zu Tage tritt". Ein ähnliches Beispiel führt er von einem *Pseudotsuga*-Zweig an. Späterhin bekennt er, daß es zunächst noch unklar bleibe, weshalb z. B. bei Ästen die untere Seite oft fast bis zum Cambium verkernt.

Die folgenden Tatsachen werden erweisen, daß von einem kausalen Zusammenhang zwischen Verkernung und Streifung im Sinne Gothans nicht die Rede sein kann. Ich will an dieser Stelle hervorheben, daß meine sämtlichen Beobachtungen an frischem Material gemacht worden sind. Ich habe mir das Holz selber in der Umgebung Berlins, sowie im neuen und alten botanischen Garten geholt und jeweilen die Zweige während der Dauer der Untersuchung in Wassergefäßen gehalten.

An *Pseudotsuga taxifolia* stellte ich fest, daß in den jüngsten Trieben deutlich gestreifte Tracheiden vorkommen und zwar, wie auch in älterem Holz öfter beobachtet, fand sich die Streifung sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite des Markes. In einem Fall schlossen sich auf der Zweigunterseite an das Cambium zunächst acht Reihen „spiralverdickter" Zellen an, auf welche gestreifte Zellen folgten. Dies hängt damit zusammen, daß bei *Pseudotsuga*, wie bei anderen Koniferen, gegen das Ende der Vegetationsperiode Tracheiden mit Verdickungsleisten angelegt werden. — Die Oberseite enthielt nur wenige schwach gestreifte Tracheiden. Später fand ich auch bei *Thuja occidentalis*, *Th. orientalis*, *Juniperus virginiana*, *Chamaecyparis Lawsoniana* in den jüngsten, also einjährigen Trieben das Herbstholz der Unterseite zum Teil gestreift. Vermutlich gilt das gleiche auch für andere Koniferen mit Streifung; ich habe die übrigen mir zur Verfügung gestellten Arten daraufhin nicht untersucht.

Streifung und Spaltenbildung.

Nachdem wir über das Vorkommen der Streifung uns orientiert haben, müssen wir diese Erscheinung selbst ins Auge fassen. Ein Längsschnitt durch Rotholz, etwa von *Pinus silvestris*, trifft unfehlbar eine ganze Menge von gestreiften Tracheiden vom Aussehen der Figur 1. Wir sehen schmale helle und dunkle Streifen mit einander abwechseln, die in den verschiedenen Zellen ungleiche Neigung haben können. Immer aber sind sie in linksschiefen Schraubenlinien angeordnet. Wo daher ein Stück der Zellwand weggeschnitten ist, so daß man auf die Innenfläche der unteren Membranhälfte blickt, sieht man die Streifen rechtsschief ansteigen. [Die Skizze in Gothan, S. 79, ist nach der Beschreibung unrichtig.] Der Winkel, den die Streifen mit der Längsachse der Tracheiden bilden, ist für eine bestimmte Zelle konstant, für die verschiedenen Zellen innerhalb ziemlich weiter Grenzen variabel. Die von mir vorgenommenen Messungen an *Pinus silvestris* haben im Durchschnitt rund 41° ergeben. Der kleinste gemessene Winkel betrug 37°, der größte 48°. Selbstverständlich können ausnahmsweise noch kleinere, resp. größere Winkel vorkommen. Die folgenden

Beispiele zeigen, daß die Neigung der Streifen innerhalb der verschiedenen Spezies erheblichen Schwankungen unterworfen ist. Die mitgeteilten Ziffern beziehen sich auf die Winkel, welche die Streifen mit der Längsachse der Tracheiden bilden. Die erste Ziffer gibt jeweilen den aus ca. zehn Messungen erhaltenen Durchschnitt der Neigungswinkel an, die zweite den kleinsten gemessenen Winkel. Die Genauigkeit der Angaben für die durchschnittliche Neigung steigert sich natürlich mit der Zahl der gemachten Messungen. Für unsern Zweck genügt es, damit zu beweisen, daß die Neigung der Streifen sehr verschieden sein kann.

Juniperus virginiana . . . . . 30°; 26°
Thuja orientalis . . . . 40°; 34°
Chamaecyparis Lawsoniana . . . 24°; 21°
Taxodium distichum . . . . 34°; 25°.

Die steilsten Streifen und Hoftüpfelporen habe ich bei *Larix europaea* gefunden. In einem Fall betrug der Neigungswinkel eines stäbchenförmigen Porus in einer ungestreiften Zelle 16°, die Neigung der Streifen einer anderen Zelle 17°. Die Angabe Gothans, die offenbar nur auf Schätzung beruht, daß der Winkel der Streifen mit der Längswand ca. 25° betrage, hat demnach keine allgemeine Gültigkeit. Jedenfalls steht sie unter dem Mittelwert.

Die Winkel der Streifen und Hoftüpfelporen sind zugleich ein Maß für die Neigung der Micellarreihen, denn eine Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskop lehrt, daß Streifen und Pori immer parallel mit den Micellarreihen verlaufen, was für die Verdickungsleisten, wie wir später sehen werden, in der Mehrzahl der Fälle nicht gilt. — Die hellen Streifen sind meist breiter als die dunklen.

Näheren Aufschluß über die Natur der Streifung erhält man durch dünne Querschnitte, und zwar liefern aus geometrischen Gründen senkrecht zur Streifung geführte Schnitte die besten Bilder. Einen günstigen horizontalen Querschnitt durch eine gestreifte Tracheide von Pinus stellt Fig. 2 dar. Die Streifen sind radial gestellt und reichen, wenigstens in den Ecken, nicht bis zur Mittellamelle heran. Die abwechselnd hellen und dunklen Lamellen scheinen die beiden inneren Verdickungsschichten der Membran zu durchsetzen und jede dieser Schichten scheint für sich gestreift zu sein, doch so, daß ihre Streifen gleichsinnig verlaufen. Ich muß aber hervorheben, daß ein zweites derartiges Bild sich nicht mehr fand. Alle übrigen Querschnitte, besonders gut die senkrecht zur Streifung hergestellten, zeigten deutlich nur eine innerste Zone gestreift. Die Streifen gehen nie bis zur Mittellamelle, sondern meist nur wenig über die Mitte der Membran hinaus, zuweilen kaum bis an die Mitte heran (Fig. 3a, b). Die hellen Lamellen ragen mit glänzend weißen Köpfen etwas ins Zelllumen hinein. Die vorgewölbten Endabschnitte machen den Eindruck von Knötchen. Die starke Lichtbrechung derselben ist ein Beweis für die größere Dichte. Die dunklen Streifen ziehen sich von den Buchten aus bis in gewisse Tiefe der Membran hinein und setzen dort in scharfer Linie ab. Sie sind überall gleich breit und unterscheiden sich darin deutlich von den Spalten, wenn solche vorhanden sind

(Fig. 3b). Der Wechsel von hellen und dunklen Lamellen auf dem Querschnitt beruht auf deren ungleichem Wassergehalt, und zwar sind die hellen dichteren Partien wasserarm, die dunklen Streifen wasserreich. Es ist aber nicht allein dieser Unterschied im Wassergehalt, der die Streifungserscheinung hervorruft, was schon aus dem Vergleich des Querschnittbildes mit der Ansicht eines Längsschnittes folgt. Auf dem Querschnitt ist es einzig der Wechsel im Wassergehalt der aufeinanderfolgenden Lamellen, der die Streifung hervorbringt. Darum steht sie an Deutlichkeit sehr bedeutend hinter der Flächenstreifung zurück, die, wie wir darlegen werden, hauptsächlich von der Membranskulptur bedingt ist. An gewöhnlichen Querschnitten senkrecht zur Längsachse der Tracheiden ist auch an günstigen Präparaten die Streifung sehr undeutlich erkennbar. Ein schärferes Bild bieten Schnitte, die annähernd rechtwinklig zum Verlauf der Streifen hergestellt sind. Vergleicht man solche Bilder mit Flächenansichten gestreifter Membranen, so stellt sich trotzdem ein bedeutender Unterschied in der Schärfe der Zeichnung zu ungunsten der Querschnittsbilder heraus. Somit spielt der Wechsel im Wassergehalt der aufeinanderfolgenden Lamellen oder die innere Differenzierung der Membran bei der Erzeugung der meist sehr scharf ausgeprägten Streifungsbilder auf den Membranflächen nur eine untergeordnete Rolle. Der Hauptanteil am Zustandekommen der Streifung fällt den durch das Vorspringen der dichten Lamellen ins Zelllumen hinein erzeugten Rillen zu. Man begreift deshalb, daß das, was die Streifung scharf von der „Spiralverdickung“ unterscheidet, nämlich die innere Differenzierung der Membran, so oft übersehen worden ist. Nägeli allein hat diese als die einzige Ursache der Streifung betrachtet. Fast alle übrigen Forscher stellen sich in Gegensatz zu ihm und sehen in der Streifung nichts weiter als eine Membranverdickung, oder, was denselben optischen Effekt hervorruft, als eine Rißbildung, wie Gothan. Nur wenige nehmen eine Mittelstellung ein, vor allem Correns, dessen auf gründlichen Untersuchungen basierende Anschauung ich im wesentlichen teile. Nach Correns beruht die Streifung außer im Wechsel des Wassergehaltes der Lamellen in der Wellung des Innenhäutchens. Da nach ihm aber die innere Differenzierung am Zustandekommen der als „Streifung“ bekannten Erscheinung, wie sie uns an Flächenansichten der Membran entgegentritt, nicht beteiligt ist, letztere vielmehr ausschließlich in einer feinen spiraligen Verdickung beruht, möchte er den Namen Streifung für die innere Differenzierung reservieren und von der an Längsschnitten einzig sichtbaren „Spiralverdickung“ trennen. Seine Ansicht deckt sich in diesem Punkt also vollständig mit derjenigen Dippels. Ich möchte dagegen an der bisherigen Nomenklatur aus folgenden Gründen festhalten. Die Streifung unterscheidet sich nicht nur äußerlich sehr leicht von der „Spiralverdickung“, sondern die beiden Erscheinungen müssen auch ihrem Wesen nach auseinandergehalten werden. Die die Streifung wesentlich bedingende Rillung der Membran ist nicht zufällig stets mit der inneren Differenzierung verbunden, sondern von ihr abhängig. Es sind immer nur die

dichteren Lamellen, die ins Lumen vorspringen und zwischen sich die feinen Kanäle bilden. Nach meinen Beobachtungen ist ein besonderes kontinuierliches Häutchen nicht vorhanden, denn auf Querschnitten sieht man, daß die dunklen Streifen unmittelbar bis ans Zelllumen heranreichen, und es ist nirgends eine trennende Schicht zwischen ihnen und dem Lumen zu beobachten, die durch Fältelung die Streifung hervorbrächte. Wäre dies der Fall, so müßte es möglich sein, durch Einlegen von Längsschnitten in ein Medium von gleichem Brechungsexponenten die Streifung zum Verschwinden zu bringen, weil die ohnehin schwache Wirkung der inneren Differenzierung kaum durch das Innenhäutchen hindurch zur Geltung kommen könnte, was übrigens Correns auch annimmt. Nun geben zwar alle, die mit stark lichtbrechenden Medien operiert haben, an, daß es ihnen gelungen sei, die Streifung ganz oder fast ganz zum Verschwinden zu bringen, was Dippel bewogen hat, anzunehmen, sie beruhe auf der Anlage von Verdickungsleisten und unterscheide sich von der Spiralverdickung der Gefäße nur durch die starke Zusammendrängung der Leisten. Bei meinen Versuchen mit Nelkenöl ist es mir aber nie gelungen, die Streifung aufzuheben, auch dann nicht, wenn ich die Schnitte vor dem Zusatz von Öl einige Zeit in absoluten Alkohol gelegt hatte, um möglichst alles Wasser auszuziehen. Immer blieben noch Spuren der Streifung erhalten. Es ist anzunehmen, daß das Wasser in den weicheren Lamellen durch molekulare Kräfte so stark festgehalten wird, daß es ihnen nicht vollständig entzogen werden kann. Es kann dagegen eingewendet werden, daß ein unvollkommenes Verschwinden der Streifung möglicherweise darin seinen Grund hat, daß der Brechungsexponent des verwendeten Öles nicht ganz mit dem der Zellulose übereinstimmt.[1]) Die Berechtigung dieses Einwandes ist zuzugeben. Aber auch ein Unsichtbarwerden der Streifung scheint mir nichts zu beweisen. Wenn man bedenkt, daß sie an und für sich oft undeutlich ist und daß dieser Gesamtwirkung gegenüber der eine der beteiligten Faktoren, nämlich die innere Differenzierung, sehr stark zurücktritt, so ist leicht einzusehen, daß bei Eliminierung des Hauptfaktors die Erscheinung derart abgeschwächt wird, daß sie für uns verschwindet. Es darf daher dieser Untersuchungsmethode nicht allzu großer Wert beigelegt werden. Sie beweist nur, daß irgend eine Skulptur der Membran vorhanden und daß ihr die Hauptwirkung beim Hervorbringen der Streifung zuzuschreiben ist. Auf welche Weise die Vertiefungen der Membran zustande kommen, ob durch schraubige Verdickung oder durch Spalten, darüber gibt diese Methode keinen Aufschluß. Um festzustellen, ob tatsächlich Spalten vorkommen und welche Bedeutung sie, wenn vorhanden, für die Streifung haben, gibt es nur ein Mittel, die Herstellung von Profilansichten der Membran. Aus Flächenansichten lassen sich keine sicheren Schlüsse ziehen, da auf solchen das optische Bild einer engen Spalte von dem einer wasserreichen Lamelle nicht verschieden ist.

---

[1]) Ich ließ nachträglich im physik. Institut der Universität Bern den Brechungsexponenten des Nelkenöls bestimmen. Er ist für die Natriumlinie 1,5351.

Es ist das Verdienst Gothans, auf die Spaltenbildung aufmerksam gemacht zu haben. Er hat aber aus der Tatsache, daß in den gestreiften Tracheiden Spalten entstehen können und oft vorhanden sind, durch Deutung verschiedener anderer Erscheinungen den Beweis erbringen wollen, daß Streifung und Spaltenbildung identisch sind. Dieser Versuch muß als mißlungen bezeichnet werden. Die abgebildeten Querschnitte durch gestreifte Tracheiden (Fig. 2 und 3a) zeigen unzweifelhaft, daß hier keine Spalten vorhanden sind. Stellten die dunklen Linien Spalten dar, so müßten sie ganz anders beschaffen sein, sie würden ungleiche Breite haben, nämlich nach außen sich verengern und nach dem Lumen auseinanderklaffen. Ferner müßten sie, wenn man nicht durch innere Differenzierung vorgebildete Stellen für die Rißbildung annehmen will, in ungleiche Tiefe der Membran reichen, die größeren offenbar tiefer als die engen. Denn die Molekularstruktur allein vermag eine Rißbildung nicht zu erklären, sonst müßten alle mechanischen Elemente Spalten besitzen, weil ohne Ausnahme in ihnen die Micelle in linksschiefen Schraubenlinien angeordnet sind. — Es treten allerdings in den gestreiften Zellen des lebenden Holzes Spalten auf, was natürlich ein Kontraktionsbestreben der betreffenden Membranschicht voraussetzt; aber die Ursache und die physiologische Bedeutung dieser Veränderungen sind gänzlich unbekannt. Sich in Vermutungen darüber zu ergehen, ohne bestimmte Anhaltspunkte zu haben, ist wertlos. Ich halte mich deshalb bloß an die Tatsachen.

Die Spalten bilden sich nur in den gestreiften Tracheiden und zwar ausschließlich in den wasserreicheren Lamellen. Wenn wir auch nicht wissen, was für Kräften sie ihren Ursprung verdanken, so bietet doch diese Tatsache nichts Auffallendes; denn Risse müssen an Stellen geringsten Widerstandes entstehen, und als solche können nur die wasserreichen Lamellen in Betracht kommen, deren Micelle infolge der dickeren Wasserhüllen gegenüber denjenigen der dichten Lamellen einen lockeren Verband darstellen. Über das erste Auftreten der Spalten läßt sich nichts Bestimmtes sagen, weil sie nur an günstigen Stellen des Präparates zu sehen sind. Ich habe sie hauptsächlich an Radialschnitten untersucht und konnte sie öfter an Stellen beobachten, wo der Schnitt nur eine halbe Zelle dünn war, so daß die Membran sich im Profil darstellte. Nicht selten habe ich Stadien gefunden, wo einzelne dichte Lamellen gerade im Begriff waren, sich zu trennen (Fig. 4). In anderen Fällen hatte sich die Trennung zwischen sämtlichen dichten Lamellen vollzogen. Dieses Schicksal erleiden mit der Zeit wohl alle Tracheiden. Besonderes Interesse beanspruchen jene Fälle, in denen wir wahrscheinlich eine Andeutung über den äußeren Vorgang der Rißbildung vor uns haben (Fig. 5). Danach scheint es, als ob die weicheren Lamellen nicht an ihrer Oberfläche aufreißen, sondern daß die Spaltenbildung vom Innern der Membran ausgehe. Freilich stellen andere Beobachtungen (Fig. 6) dies in Frage. An letzterer Abbildung sind vor und zu Beginn der Spaltenbildung die wasserreichen Lamellen als dunkle Linie noch zu erkennen. Sind die

Spalten fertig, so ist von den weichen Lamellen keine Spur mehr zu sehen.[1])

Ein auffallender Unterschied besteht gewöhnlich zwischen macerierten und im Verbande befindlichen Zellen. In ersteren treten die Spalten, wenn sie nicht vor der Maceration schon gebildet waren, in größeren unregelmäßigen Abständen auf (Fig. 7 und 8), was an letzteren nur selten beobachtet wird. Wahrscheinlich sind die Spalten durch die Maceration entstanden, und die unregelmäßige Verteilung ist als eine Folge der Loslösung der Membran aus dem festen Verbande mit der Mittellamelle anzusehen, wodurch die Spannungen durch Bildung einer relativ geringen Anzahl von Rissen ausgeglichen wurden. Bei den im festen Zellverbande stehenden Tracheiden dagegen können die zwischen sämtlichen dichten und weichen Lamellen bestehenden Spannungen durch lokale Risse nicht ausgeglichen werden; die Spaltenbildung gelangt erst nach der Zerreißung aller weichen Lamellen zum Abschluß. Es verdient noch darauf aufmerksam gemacht zu werden, daß die Spalten nach dem Lumen zu sich erweitern (Fig. 4), was mit der Annahme eines größeren Wasserreichtums der innersten Partien der weichen Schichten zu erklären sein wird. Die Spalten durchsetzen ohne Ausnahme nur die wasserreichen Lamellen, reichen also innerhalb einer und derselben Zelle in gleiche Tiefe der Membran und daher niemals bis zur Mittellamelle. — Ich habe an verschiedenen Hölzern, z. B. an *Pinus, Picea, Pseudotsuga, Thuja* Spalten in noch jungen Zweigen gefunden.

Die Quellungserscheinungen beanspruchen kein großes Interesse, weshalb sie nur kurz erwähnt werden sollen. Durch Zusatz von schwach verdünnter Schwefelsäure wird die Streifung allmählich undeutlicher. Dann findet stellenweise eine Verbiegung und ein Auseinanderreißen der dichten Lamellen statt (Fig. 9). In konzentrierter Schwefelsäure quellen die Lamellen so stark auf, daß die Streifung sehr undeutlich wird, stellenweise überhaupt nicht mehr zu erkennen ist.

Es brauchte eigentlich nach dem Vorausgegangenen nicht betont zu werden, daß Spalten da, wo sie nicht durch die Streifung gleichsam vorgebildet sind, künstlich nicht erzeugt werden können. Weil aber Gothan behauptet, die Streifung, die nach ihm ja gleichbedeutend ist mit Rißbildung, künstlich hervorgebracht zu haben, so muß mit einigen Worten darauf eingegangen werden. Gothan kochte ein Holzstückchen aus dem Splint der *Sequoia gigantea* in verdünnter Kalilauge, ließ es austrocknen und klopfte es sodann mit einem kleinen Hammer. „Davon entnommene Schnitte zeigten die Streifung in einer der natürlichen kaum nachgebenden Schönheit.“ Einen ähnlichen Erfolg will auch Mohl gehabt haben. Für mich unterliegt es keinem Zweifel, daß die Streifung schon vorhanden war. Ich habe an vielen Beispielen gezeigt, daß die Streifung dem Splint durchaus nicht abgeht. Wenn daher die Unter-

[1]) Die Spalten und die wasserreichen, als dunkle Querstriche gezeichneten Lamellen sollten bedeutend regelmäßiger gehalten sein (vgl. für die Spalten Fig. 4).

suchung des Splintstückes nach dem Experiment Streifung zutage förderte, so darf man nicht schließen, sie sei künstlich hervorgerufen worden. Diese Annahme Gothans erklärt sich aus seiner irrtümlichen Meinung, der Splint besitze keine Streifung. Ich habe den gleichen Versuch mit einigen Holzstückchen von der Zweigoberseite von *Pinus silvestris* gemacht, nachdem ich sie zuvor einer gründlichen Untersuchung unterzogen, die das Vorhandensein einer schmalen Zone mit gestreiften Zellen herausgestellt hatte. Die nach dem Experiment vorgenommene Untersuchung stellte nicht die geringste Veränderung fest, wenn man von einer leichten Bräunung des Holzes absieht.

Zum Schluß dieses Abschnittes gebe ich eine Zusammenstellung der Koniferenarten, die mir zugänglich waren und bei denen ich Streifung fand. Es sind außer den früher genannten noch *Pinus Laricio, Larix americana, Cedrus Libani.* Über *Taxodium distichum*, von Gothan als besonders günstiges Objekt bezeichnet, möchte ich noch einiges nachtragen. Ich untersuchte einen zirka 16 jährigen Zweig. Im Vergleich zu anderen Arten war hier die Streifung oft ganz schwach erkennbar. Auffallend war ferner die sehr geringe Breite insbesondere der äußeren Jahrringe, die nebst dem Frühholz nur wenige Lagen von Herbstholz aufwiesen. Trotzdem war oft der ganze Jahrring gestreift.

Es ließe sich vielleicht hier am zweckmäßigsten die Behandlung der sog. „Tüpfelrisse“ anschließen, die Gothan als den Beginn der Streifung betrachtet und die eine der Hauptstützen seiner Spaltentheorie darstellen. Ich ziehe aber aus Gründen der Übersichtlichkeit vor, sie im Zusammenhang mit den Hoftüpfeln zu besprechen, die ich zum Gegenstand des folgenden Abschnittes machen will.

Die Hoftüpfel.

Der Saftverkehr im Holzkörper der Koniferen vollzieht sich bekanntlich fast ausschließlich durch Vermittlung der Hoftüpfel. Die sämtlichen wasserleitenden Elemente mit Einschluß der als „primäre Spiraltracheiden“ bezeichneten Primordialzellen besitzen Hoftüpfel, die in ihrem Bau mannigfache Abweichungen darbieten. Einzig in denjenigen Tracheiden, die mit Zellen des Holzparenchyms kommunizieren, werden die Hoftüpfel durch unbehöfte Tüpfel vertreten, ebenso teilweise in den Tracheiden, die die lebenden Markstrahlzellen kreuzen. (Beispiel: *Pinus.*) In anderen Fällen sind auch diese Tracheiden behöft, und es kommen so die einseitig behöften Tüpfel zustande, weil die Wände der parenchymatischen Markstrahlzellen stets des Hofes entbehren. Für die Lösung der Streifungsfrage kommen vor allem die Hoftüpfel mit den Gothanschen „Tüpfelrissen“ in Betracht, deren eigentümliches Aussehen auch den älteren Autoren aufgefallen ist. Die bei oberflächlicher Betrachtung spaltenförmig erscheinenden Poren werden von den Autoren bald als „geschwänzte Poren“, bald als „lang schwanzförmig ausgezogene innere Tüpfelkonturen“ bezeichnet. Über den

Bau dieser Hoftüpfel gibt die Literatur keine Auskunft. Die Anatomen haben sich darüber nicht Rechenschaft gegeben, sondern sich mit der Beschreibung der äußeren Erscheinung begnügt. Die Flächenansichten der betreffenden Hoftüpfel, die man in einigen anatomischen Werken findet (Beisp.: Dippel, Mikroskop II; Hartig) sind selten richtig gezeichnet. De Bary dagegen bildet sie in seiner „Vergleichenden Pflanzenanatomie" richtig ab. Es fehlt in den ersterwähnten Abbildungen gewöhnlich der Porus, dessen Umrisse freilich manchmal erst bei starker Vergrößerung deutlich hervortreten, und man ist dann bei Anwendung mittlerer Vergrößerungen versucht, entweder einen spaltenförmigen Porus oder einen nachträglich entstandenen „Tüpfelriß" anzunehmen, wie dies Gothan tut. Bei einiger Überlegung ergibt sich aber das Unwahrscheinliche einer solchen Auffassung von selbst, ohne daß man nötig hätte, erst durch nochmalige genaue Beobachtung den Irrtum aufzudecken. Denn die „Tüpfelrisse" gehen oft weit über den Hof hinaus; wären sie wirkliche Spalten, so müßten sie also nicht nur die Membran der zugehörigen Zelle, sondern auch die der anstoßenden durchsetzen. Das ist bei der Dicke dieser Zellwände undenkbar; woher sollten auch die zu ihrer Bildung erforderlichen Kräfte kommen! Man bedenke, daß die Tracheiden mit „Tüpfelrissen" in den jüngsten Trieben, und in älteren Zweigen häufig unmittelbar neben dem Cambium vorkommen. Seiner Theorie zuliebe bestreitet dies Gothan zwar, indem er sagt, daß die „spaltenförmigen Erweiterungen" der Tüpfelpori nur im getrockneten Splint auftreten, dem lebenden Splint dagegen ganz oder fast ganz fehlen. Man sieht daraus, wie eine vorgefaßte Meinung das Urteil trübt, denn tatsächlich besitzen die Tracheiden des lebenden wie des getrockneten Splintes, sowie auch die des Kernholzes meist zugleich mit den Streifen auch diese „spaltenförmigen Tüpfelpori". Gothans Argumentation ist nun die folgende: Die auf den getrockneten Splint und auf das Kernholz im weiteren Sinne beschränkten „Tüpfelrisse" sind weiter nichts als die Anfänge der Streifung. „Denn es ist klar, daß die Hoftüpfelpori, d. h. Löcher in der Zellmembran, einen bequemen Ausgangspunkt für eine Rißbildung in der Zellwand bilden und daß Risse immer zuerst hier entstehen werden. Man findet daher diese „Tüpfelrisse" unter geeigneten Bedingungen für sich allein, die eigentliche Streifung jedoch, d. h. also: Risse in der Zellmembran zwischen den übereinander stehenden Hoftüpfeln, stets mit jenen vergesellschaftet, nie ohne sie." In dem beinahe ausnahmslosen Zusammenfallen von Streifung und „Tüpfelrissen" (dies ist so zu verstehen, daß in gestreiften Zellen fast immer auch „Tüpfelrisse" vorhanden sind, nicht umgekehrt) erblickt Gothan also eine Hauptstütze seiner Spaltentheorie. Wir werden aber gleich sehen, daß dieser Schluß auf einer falschen Voraussetzung basiert, nämlich auf der Auffassung der „Tüpfelrisse" als wirkliche Spalten. Dem ist aber nicht so. Die „Tüpfelrisse" sind Rinnen, die von den Hoftüpfelporen aus in Richtung der Micellarreihen verlaufen, welche die Tracheidenmembran kennzeichnen. In den gestreiften Zellen gehen sie immer über den

Hof hinaus, in anderen Fällen endigen sie innerhalb des Hofes. Es sind zwischen den Tüpfeln ohne Rinnen und denjenigen mit lang spaltenförmigen Rinnen, wie die gestreiften Tracheiden sie besitzen, alle Übergänge vorhanden. Aufschluß über den Bau der Hoftüpfel mit Porus-Rinne geben Schnitte parallel oder senkrecht zur Streifung (Fig. 10). Da die Rinnen zweier korrespondierender Hoftüpfel einander kreuzen, so durchschneidet ein parallel oder senkrecht zur Streifung geführter Schnitt, der den Porus trifft, die eine Rinne längs und geht an derjenigen des korrespondierenden Tüpfels vorbei, weil sie vom Porus unterbrochen wird. Wir sehen deshalb vom einen Tüpfel nur den Porus, vom anderen außer diesem das Längsprofil der Rinne. Die Rinne senkt sich beiderseitig in gleichmäßiger Neigung zum Porus hinunter. Ein vollständiges Bild der Rinne erhalten wir erst, wenn wir den Längsschnitt mit Querschnitten kombinieren (Fig. 10a b und c). Solche sind bedeutend leichter zu bekommen; denn jeder Schnitt, der in nicht zu großer Entfernung neben dem Porus vorbeigeht, liefert ein Querprofil der Rinne. Statt einer weiteren Beschreibung mögen die Skizzen (Fig. 10a, b und c) die Verhältnisse veranschaulichen. Die Flächenansicht stimmt mit den Befunden vollständig überein. Die vom Porus auslaufenden hellen Streifen, welche die Rinne darstellen, werden nach den Enden hin immer unschärfer, bis schließlich die Grenzlinien verschwimmen. Ich habe dies in der Fig. 10 durch Dünnerwerden der Kontur angedeutet. Die geschilderten Verhältnisse gelten für alle „spaltenförmigen Hoftüpfel". Ich habe sie an *Pinus* und *Picea* genau untersucht. Bei letzterer Gattung ist es wegen der geringen Breite der Rinnen nicht leicht, gute Schnitte zu bekommen.

Es ist nun wichtig hervorzuheben, daß, entgegen Gothan, Hoftüpfel mit langausgezogenen Tüpfelrinnen auch in Zellen mit „Spiralverdickung" vorkommen, die, wie auch Gothan betont, niemals Streifung aufweisen. Solche Tüpfel finden sich z. B. zahlreich auf der Unterseite von *Taxus*zweigen. Merkwürdigerweise ist die Richtung der Verdickungsleisten im Gegensatz zur Streifung von der Molekularstruktur der Membran meist unabhängig. Die Tüpfelrinnen dagegen verlaufen ausnahmslos in Richtung der Micellarreihen, wie die Untersuchung im polarisierten Licht erweist. Die schraubigen Verdickungsleisten sind gewöhnlich weniger stark geneigt als die Tüpfelrinnen. Nur bei steilem Verlaufe stimmt ihre Richtung genau mit der Membranstruktur und also auch mit den Tüpfelrinnen überein (Fig. 11). Ich habe nie gefunden, daß die Leisten steiler ansteigen als letztere. — Die Tüpfelrinnen sind manchmal von außerordentlicher Feinheit, so daß der Porus erst bei Betrachtung mit Immersion sichtbar wird. Ihre Winkel mit der Längswand sind durchschnittlich sehr klein, der kleinste gemessene betrug 21°. Eine Besonderheit im Bau der Hoftüpfel besteht bei *Taxus* darin, daß die Verdickungsleisten sehr oft auch über die den Hofraum begrenzende Membranpartie sich hinwegziehen (Fig. 12 und 13), und es ist dann oft recht hübsch zu sehen, wie die Leisten unmittelbar neben den Tüpfelrinnen vorbeigehen und im erweiterten Porus eine entsprechende Krümmung seinem

Rande entlang beschreiben. Daß das Überschreiten der nach dem Zelllumen gekehrten Seite der Hofwand durch die Verdickungsleisten nicht nur scheinbar ist und hervorgerufen wird durch das bei Einstellung des Mikroskops auf die Mitte des Lumens gleich scharfe Erscheinen der gegenüberliegenden Membran mit den ihr angehörigen Leisten, ist schon auf Flächenschnitten bei sorgfältiger Verschiebung der Einstellung zu erkennen. Sicheren Aufschluß geben Tangentialschnitte (Fig. 13a und b).

Es soll noch eine dritte Form der Hoftüpfel kurz charakterisiert werden, nämlich diejenige, die für die „Spiraltracheiden" von *Larix* typisch ist (Fig. 14). Der meist steil gestellte Porus ist mehr oder weniger lang stäbchenförmig und an den Enden gerundet. An Tracheiden, die einen Markstrahl kreuzen, reicht er nicht selten bis an den Rand des Hofes. Die Spalte erweitert sich gewöhnlich nach dem Hofraum ein wenig, wodurch die doppelte Begrenzungslinie zustande kommt. Die Wände an den Enden des Porus sind immer mehr oder weniger schief gestellt. Die Markstrahltüpfel sind einseitig behöft, weshalb der Hof von der Fläche unscharf erscheint.

Der Tüpfel der Markstrahlzelle (Fig. 14a und b) ist bald enger, bald ebenso weit wie der Hof in der Tracheidenmembran. Solche Hoftüpfel, wie sie als typisch für die „Spiraltracheiden" von *Larix* beschrieben wurden, finden sich auch bei verschiedenen anderen Koniferen, z. B. bei *Taxus* und *Pseudotsuga.* Nicht selten laufen die stäbchenförmigen Poren, deren quere Grenzflächen schon immer etwas schief gestellt sind, in kurze Rinnen aus. Es sind also zwischen Hoftüpfeln ohne Rinnen und solchen mit langspaltenförmigen Rinnen alle Übergänge vorhanden.

Die Tatsache, daß die letzten Herbsttracheiden auch auf den Tangentialwänden Tüpfel besitzen, ist von verschiedenen Autoren, unter anderem von Strasburger und Gothan, erwähnt worden. Ich konnte dies besonders schön an *Larix europaea, Pseudotsuga taxifolia* und *Picea excelsa* beobachten.

Was die Verbreitung der Hoftüpfel mit Porusrinne betrifft, so habe ich schon erwähnt, daß sie fast ausnahmslos im Verein mit der Streifung auftreten. Immerhin habe ich wiederholt bei *Pinus silvestris* gestreifte Zellen mit kreis- oder länglichrundem Porus ohne Rinne gefunden, was deshalb Erwähnung verdient, weil es nebst den übrigen dafür beigebrachten Beweisen gegen die Gothansche Auffassung der Tüpfelrinnen als Risse spricht. Im übrigen geht aus den früheren Mitteilungen hervor, daß die gerinnten Hoftüpfel eine noch größere Verbreitung haben als die Streifen; denn sie finden sich nicht nur in den letzten Herbstzellen, denen gewöhnlich die Streifung fehlt, sondern in großer Zahl auch in „spiralverdickten" Tracheiden, vor allem von *Taxus.*

Die Tatsache, daß vielfach die unmittelbar dem Cambium anliegenden Tracheiden sehr stark ausgeprägte Tüpfelrinnen besitzen, spricht dafür, daß letztere nicht sekundär entstehen, sondern ein Produkt des Plasmas darstellen, wie ich es auch für die Streifung

annehme. Es folgt dies unzweifelhaft aus dem Bau dieser Bildungen, für den keine andere Erklärung möglich ist.

Schließlich mag noch erwähnt werden, daß die gestreiften Tracheiden bedeutend weniger Tüpfel aufweisen als die ungestreiften Frühzellen. Ich will an dieser Stelle auch bemerken, daß ich mit Schwendener die von Russow herrührende und von vielen akzeptierte Auffassung des Hoftüpfeltorus als eines Klappenventils für ein Phantasiegebilde halte. Ich habe bei meinen Untersuchungen nicht ein einziges Mal den Torus an den Tüpfelkanal aspiriert gefunden.[1])

Die „Spiralverdickung".

Sie ist von der Streifung scharf unterschieden durch das Fehlen einer inneren Differenzierung und wird einzig und allein bedingt durch die Anlage von Verdickungsleisten, die mit den Hervorragungen der dichteren Lamellen bei der Streifung nicht zu verwechseln sind. Die Leisten kommen durch lokale Verdickungen der innersten Membranschicht, des Innenhäutchens, zustande und haben durchaus nicht immer, wie die übliche Bezeichnung glauben macht, die Form von „Spiralen" oder richtiger von Schrauben. sondern vielleicht ebenso häufig die Gestalt von Ringen oder die eines Netzes (Fig. 15 und 16). Nach Gothan unterscheidet sich die „Spiralverdickung" von der Streifung „durch mehr horizontalen Verlauf der Verdickungsleisten, während die Tüpfelpori deutlich mehr vertikal gestellt sind. Bei der Streifung liegen die Längsachsen der schrägelliptischen Hoftüpfelpori in der Richtung der Streifen und verlaufen mit diesen stark vertikal; zudem sind die Pori in der Streifungsrichtung lang ausgezogen, bei den spiralverdickten Zellen nicht". Wir haben gesehen, daß diese Definition in vielen Fällen nicht zutrifft, daß z. B. *Taxus baccata* genau gleich gebaute Tüpfelrinnen hat wie die gestreifte Zelle irgend einer Konifere und daß die Rinnen zudem häufig in der Richtung der Verdickungsleisten verlaufen.

Die „Spiralverdickung" kommt in einigen Hölzern neben der Streifung vor, so bei *Larix, Pseudotsuga, Picea excelsa; Taxus baccata* kommt sie ausschließlich zu. Niemals aber treten Streifung und „Spiralverdickung" in ein und derselben Zelle auf, die beiden Bildungen schließen einander aus. Als Beispiel für die Verteilung von Verdickung und Streifung innerhalb des Holzkörpers wähle ich ein ca. achtjähriges Zweigstück von *Pseudotsuga taxifolia.* Dasselbe besaß auf der hellen Oberseite nebst gewöhnlichen Frühzellen ausschließlich Tracheiden mit Ring-, Schrauben- und Netzverdickung. (Hoftüpfel dieser Zellen wie bei *Larix.*) Auf der rötlichen Unterseite dagegen herrschten bei weitem gestreifte Zellen vor, die nur im letzten Herbstholz durch „spiralverdickte" Elemente ersetzt wurden. Zwischen das Cambium und die gestreiften Zellen schoben sich bloß ein bis zwei Reihen „spiralverdickter" Tracheiden ein. Das

[1]) Daß der Torus an Wundflächen infolge des Austrocknens aspiriert wird, soll damit nicht bestritten werden.

Kernholz bestand nur aus solchen. Im vierjährigen Holz desselben Zweiges folgten auf das Cambium mehrere, im einjährigen Holz acht Reihen verdickter Zellen. Das Cambium des jugendlichen Holzes scheint demnach mehr „spiralverdickte“ Zellen anzulegen als in späteren Jahren. Entsprechend ist die Verteilung von gestreiften und verdickten Elementen bei *Larix* und *Picea excelsa*. Nicht selten, besonders auf der Unterseite, fehlen die „spiralverdickten“ Zellen dem letzten Herbstholz. Die Verdickungsleisten der drei genannten Hölzer sind von denen der Eibe ziemlich verschieden, wie ein Vergleich der Abbildungen Fig. 15 und 16 mit Fig. 11 und 12 zeigt. Die Leisten von *Taxus* sind außerordentlich schmal und dünn und haben vielfach steilen Verlauf (kleinster beobachteter Winkel 21°). Für die Erfüllung einer mechanischen Funktion können sie nicht in Betracht kommen, denn ihr Querschnitt ist im Vergleich zur Membrandicke verschwindend klein.

In Wasser untersuchte Querschnitte „spiralverdickter“ Zellen von *Larix* oder von *Taxus* geben leicht ein falsches Bild von der Gestalt der Zellen, die infolge von Verbiegungen und lokalen Loslösungen der Membran von der Mittellamelle oft tiefe Aussackungen des Lumens aufweisen. Man untersucht sie deshalb vorteilhaft in Öl, nachdem zuvor auch die Schnittfläche am Holz mit Öl getränkt worden ist. Das Bild ist dann vom vorigen wesentlich verschieden. Aussackungen und scharfe Ecken fehlen. Für anderweitige Untersuchungen eignet sich natürlich diese Methode nicht, da infolge des hohen Brechungsexponenten des Öles das Bild sehr getrübt wird.

Daß bei *Taxus* die Streifung vollkommen fehlt und die sämtlichen Elemente des Holzkörpers „Spiralverdickung“ besitzen, ist schon erwähnt worden. Ich will nur noch des merkwürdigen Umstandes gedenken, daß auf der Zweigoberseite die Schraubenwindungen durchschnittlich bedeutend weniger stark geneigt sind als auf der Unterseite, habe ich doch Winkel bis zu 80° gemessen. Die Hoftüpfel haben meist runde oder stäbchenförmige Poren ohne die für die Unterseite charakteristischen spaltenförmigen Rinnen.

Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Die Streifung der Tracheidenmembran ist eine unter den Koniferen weit verbreitete Erscheinung. Sie tritt vorwiegend auf der Unterseite mehr oder weniger horizontaler Zweige, im sogen. Rotholz, auf. Innerhalb des Jahrringes ist sie auf das Herbstholz mit Ausnahme der letzten Zellen beschränkt.

2. Sie beruht auf einer inneren Differenzierung der Membran senkrecht zur Schichtung in abwechselnd dichtere (wasserarme) und weichere (wasserreiche) Lamellen, in Verbindung mit dem Vorspringen ersterer ins Lumen hinein, wodurch eine Rillung der Membran erzeugt wird, der der Hauptanteil am Zustandekommen der Streifungserscheinung zufällt. Die Streifen verlaufen stets linksschief in Richtung der Micellarreihen.

3. Die Spaltenbildung ist nicht identisch mit der Streifung, sondern eine von ihr abhängige Sekundärerscheinung. Die als Risse angesprochenen Tüpfelrinnen haben mit der Spaltenbildung nichts zu tun.

4. Im Gegensatz zur Streifung ist die „Spiralverdickung“ nicht eine innere Differenzierung, sondern eine lokale Verdickung der innersten Membranschicht in Schrauben-, Ring- und Netzform.

5. Streifung, „Spiralverdickung“ und Hoftüpfelrinnen sind ein Produkt des lebenden Plasmas. Ihre physiologische Bedeutung ist zurzeit unbekannt.

Anhang: Die primären „Spiraltracheiden“.

Da die Natur der das primäre Holz der Koniferen aufbauenden Elemente noch strittig ist, habe ich bei der Untersuchung der Streifung auch dieser Frage meine Aufmerksamkeit geschenkt. In der älteren Literatur sind diese Primordialelemente als Gefäße hingestellt, die neuere Literatur dagegen (vgl. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie) spricht sie als Tracheiden an. Die im folgenden mitgeteilten Befunde beziehen sich ausschließlich auf *Pinus silvestris;* sehr wahrscheinlich hat aber das, was für *Pinus* nachgewiesen, nicht minder Geltung für alle übrigen Koniferen. Soweit ich an Schnitten durch das primäre Holz aus den für die Untersuchung der Streifungsfrage benutzten und oben genannten Objekten beobachtet habe, stimmt wenigstens das Aussehen (Verdickungsform, Hoftüpfel) ihrer Primordialzellen vollkommen mit denen von *Pinus silvestris* überein. Gelegentlich habe ich auch dort Stellen gefunden, wo zwei Primordialzellen zusammentrafen, ohne daß ihre Querwände resorbiert gewesen wären. Es darf deshalb wohl die für *Pinus* feststehende Tatsache, daß das primäre wie das sekundäre Holz nur aus Tracheiden besteht, wenn wir vom Parenchym absehen wollen, verallgemeinert, d. h. auf die anderen Koniferen ausgedehnt werden. Schon aus dem Umstande, daß dem sekundären Holz Gefäße fehlen, ließ sich vermuten, daß die Angaben der neueren Autoren, wonach auch dem primären Holz Gefäße abgehen, sich bestätigen werden.

Zur Beurteilung der Frage, ob die Elemente des primären Holzes Gefäße oder Tracheiden seien, ist deren Isolierung durch Maceration unerläßlich. Ich wandte dafür das Schulze'sche Verfahren an. Die Untersuchungen ergaben nun folgendes: Die stets prosenchymatisch zugespitzten Enden der primären „Spiraltracheiden“, für die ich die zutreffendere Bezeichnung Primordialtracheiden anwenden will, weil die Verdickungsleisten ebensowenig, wie bei den früher behandelten „Spiraltracheiden“ immer „Spiralen“ oder Schraubenlinien bilden, haben niemals resorbierte Querwände. Damit ist ihre Tracheidennatur bewiesen. Sie haben ferner Hoftüpfel mit runden Poren. Andere Formen von Poren, sowie Porus-Rinnen, habe ich nicht beobachtet. (Näheres über die Hoftüpfel später.)

Der Grad der Zuspitzung der Zellenden ist sehr verschieden; hin und wieder laufen sie in einen förmlichen Stachel aus. In

anderen Fällen ist eine deutliche Spitze nicht vorhanden, sondern das Ende mehr oder weniger stumpf. Zwischen diesen Extremen gibt es alle Übergänge. Im Gegensatz zu den gestreiften und „spiralverdickten“ Zellen des sekundären Holzes ist die Membran der Primordialtracheiden dünn. Die ebenfalls dünnen, schmalen Verdickungsleisten bilden Ringe, Schraubenwindungen oder ein Netzwerk. Die Leisten sind ziemlich eng aneinandergerückt und haben niemals steilen Verlauf. Die Membranteile, die den Hofraum der Tüpfel einschließen, sind oft bedeutend dicker als die übrige Membran und frei von Leisten, indem letztere am Rande des Hofes mit dessen verdickter Wand gleichsam verschmelzen (Fig. 17). Man kann aus allen diesen Gründen auch bei *Taxus baccata*, wo bekanntlich das sekundäre Holz aus „Spiraltracheiden“ besteht, die Grenze zwischen primärem und sekundärem Holz trotz einiger Ähnlichkeit ihrer Elemente leicht feststellen. — Die Länge der Primordialtracheiden schwankt zwischen weiten Grenzen. Im allgemeinen ist sie recht bedeutend, weit größer als die der übrigen Tracheiden. Die größte von mir gemessene Länge betrug ca. 4,4 mm, und es ist wohl möglich, daß 5, ja 6 mm lange Primordialtracheiden vorkommen, denn bei der schwierigen Isolierung dieser relativ zarten Zellen werden gerade die längsten leicht zerrissen oder deformiert.

Von 16 Messungen, worunter drei Zellen von 4 und mehr mm, war die durchschnittliche Länge 2,6 mm. Die kürzeste Primordialtracheide war 1,2 mm lang und besaß somit die Länge vieler sekundärer Tracheiden. Im Vergleich dazu ist die Breite sehr gering, ca. 17 μ, also bloß etwa $^{1}/_{150}$ der Länge.

Zum Schluß noch einige Bemerkungen über die Hoftüpfel. Wie schon bemerkt, endigen die Leisten am Rande des Hofes; trotzdem scheint die über den Hof sich wölbende Membranpartie nicht immer frei von Skulpturen zu sein. Ich habe an macerierten Zellen ausnahmsweise um den Hof, einmal zugleich in geringer Entfernung vom Porus um diesen herum einen Ringwulst gesehen. Profilansichten durchschnittener Hoftüpfel, die infolge der geringen Größe derselben nicht leicht zu bekommen sind, haben diese Beobachtung bestätigt. Das sind aber Ausnahmefälle, denen wohl keine größere Bedeutung zuzuschreiben ist. Nach meinen Beobachtungen läßt sich über die Verbreitung der Hoftüpfel innerhalb des primären Holzes folgendes sagen: Sie treten 1. auf denjenigen Wänden der Primordialtracheiden auf, die an die Membranen anderer Primordialtracheiden grenzen, 2. zwischen Primordialtracheiden und sekundären Tracheiden, 3. zwischen sekundären Tracheiden.

Da, wo Primordialtracheiden oder sekundäre Tracheiden an parenchymatische Zellen grenzen, wird der Saftverkehr von unbehöften Tüpfeln („Eiporen“) vermittelt, genau wie im sekundären Holz zwischen Tracheiden und lebenden Markstrahlzellen. Weil im primären Holz stets mit den Primordialzellen gleichlaufende parenchymatische Zellen zwischen erstere eingeschaltet sind, haben oft längere Strecken der Primordialtracheiden unbehöfte Tüpfel, ebenso die an das primäre Holz grenzenden sekundären Tracheiden, die mit Parenchym kommunizieren.

Literaturverzeichnis. [1])

1. Correns, Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembranen. (Pringsheim's Jahrbücher. 1892.)

2. Dippel, Mikroskop. II. 2. Auflage. 1898.

3. Gothan, Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. (Abhandlungen der Königlich Preußischen Geologischen Landesanstalt. Heft 44 Berlin 1905. S. 67—87.)

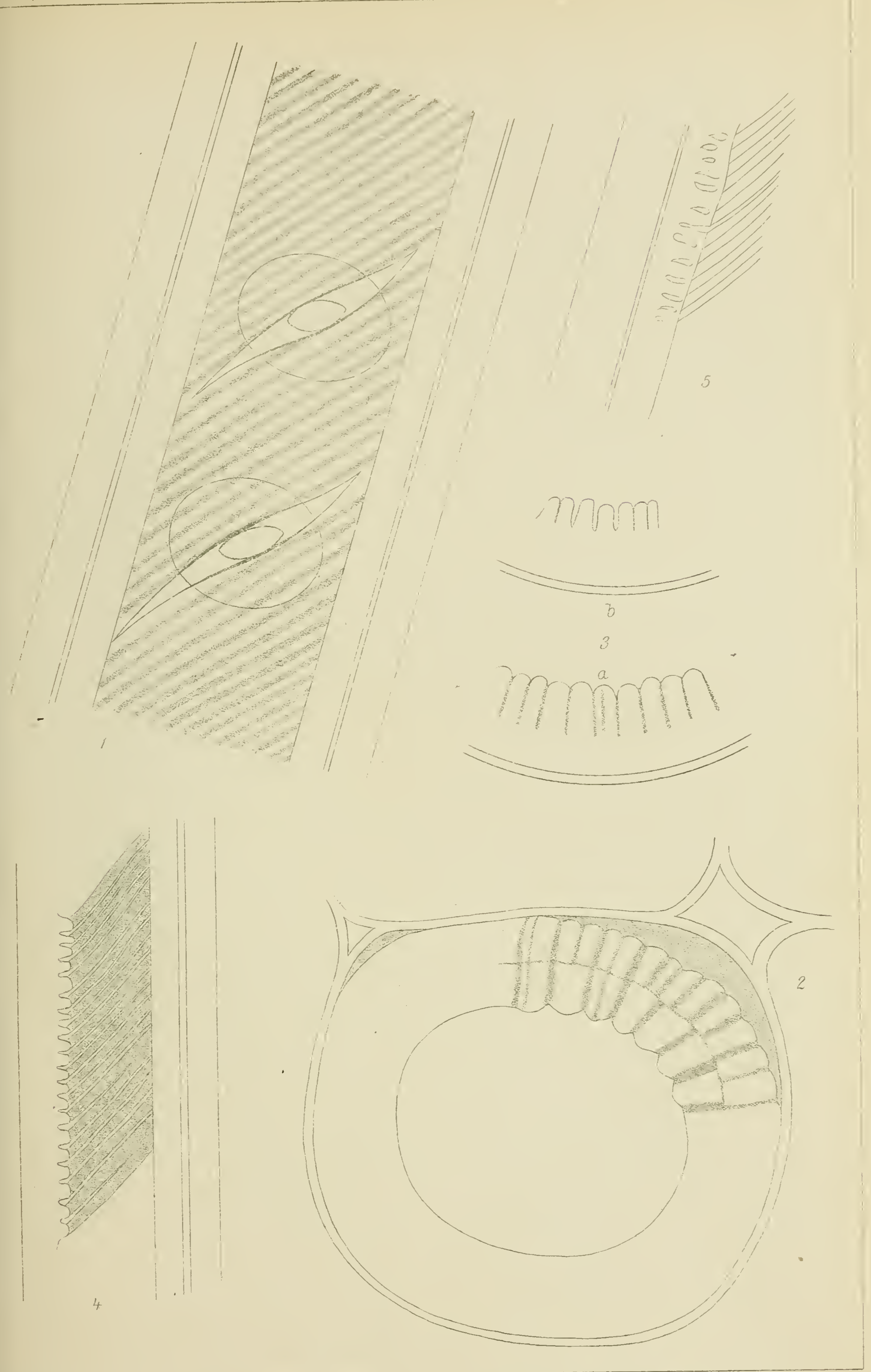
Erklärung der Abbildungen. [2])

Fig. 1. Gestreifte Tracheide von *Pinus silvestris.*
Fig. 2. Querschnitt einer gestreiften Tracheide von *Pinus silvestris.*
Fig. 3. Schiefe Querschnitte senkrecht zur Streifung durch Tracheiden von *Pinus silvestris.*
Fig. 4—7. Gestreifte Zellen von *Pinus silvestris* im Längsschnitt, die Spaltenbildung zeigend. (In Fig. 4, 6 und 9 die hellen Streifen schraffiert.)
Fig. 8. Spaltenbildung in einer durch die Schulze'sche Maceration isolierten Tracheide von *Pinus silvestris.*
Fig. 9. Gestreifte Zelle von *Pinus silvestris* in schwach verdünnter Schwefelsäure.
Fig. 10. Längsschnitt durch die Rinne eines Hoftüpfels aus einer gestreiften Tracheide von *Pinus silvestris.*
Fig. 10a, b, c. Drei Querschnitte durch die Rinne eines Hoftüpfels aus einer gestreiften Tracheide von *Pinus silvestris* in verschiedenen Abständen vom Porus.
Fig. 11. Zelle mit „Spiralverdickung" aus der Unterseite eines Astes von *Taxus baccata.*
Fig. 12. Idem; die Leisten ziehen sich über den Hofraum hinweg.
Fig. 13. Tangentialschnitte durch Hoftüpfel von *Taxus* mit dem Profil der Verdickungsleisten. Bei b tritt die Leiste unmittelbar an den Rand des Porus heran.
Fig. 14. Längsschnitt durch den Porus eines *Larix*-Hoftüpfels.
Fig. 14a und b. Querschnitte durch zwei Markstrahltüpfel von *Larix.*
Fig. 15. Zelle von *Larix europaea* mit Ringleisten.
Fig. 16. Zelle von *Larix europaea* mit Netzverdickung.
Fig. 17a. Stück einer Primordialtracheide mit Hoftüpfel.
b. Durchschnitt durch einen solchen Hoftüpfel.

---

[1]) Es enthält nur die drei bedeutendsten neueren Arbeiten. Wer sich genauer orientieren will, findet die nötigen Literaturangaben bei Gothan.

[2]) Die Abbildungen sind mit Benutzung starker Objektive, aber in ganz willkürlicher und ungleicher Vergrößerung gezeichnet. Wenn nichts anderes bemerkt, fand die Untersuchung der Präparate in Wasser statt.


1
2
3
a
b
4
5



6

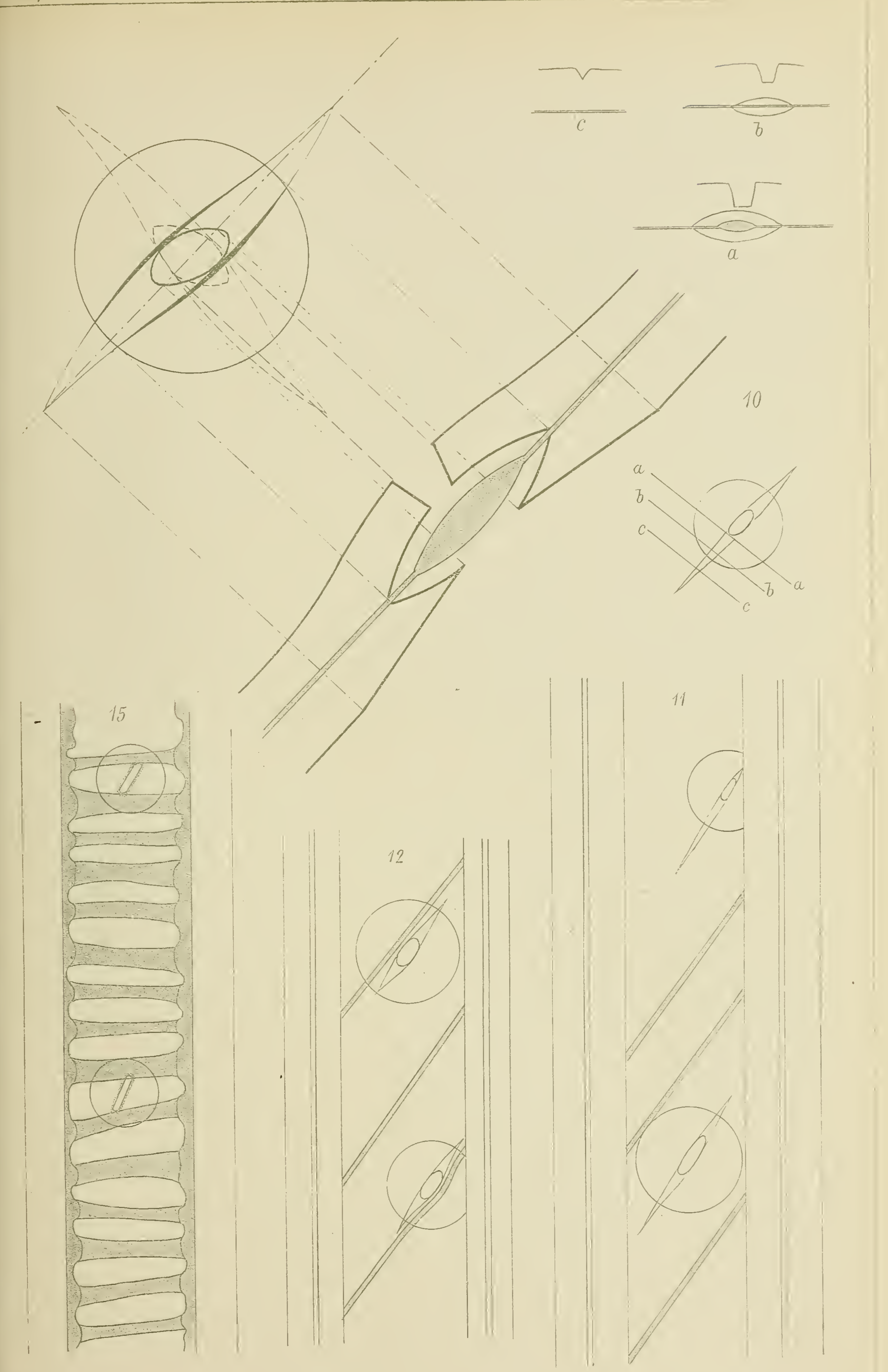
8

7

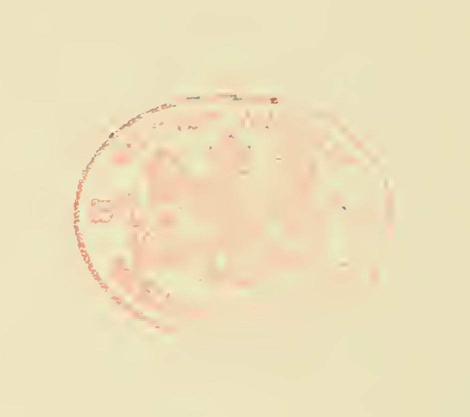
9

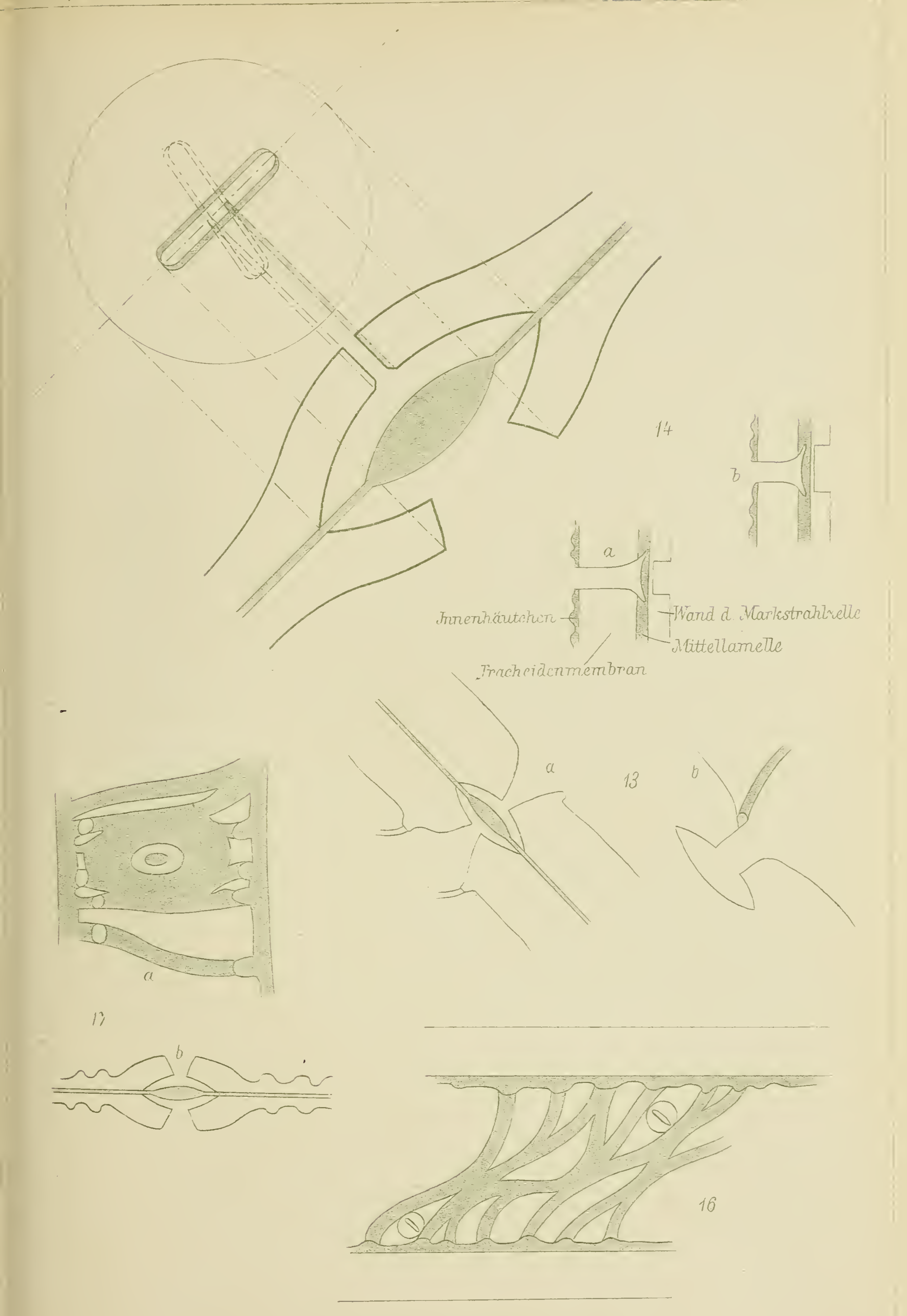
W. Krieg. Verlag u. Druck v. C. Heinrich Dresden.





W. Krieg. Verlag u. Druck v. C. Heinrich. Dresden




14
a
b
Innenhäutchen
Wand d. Markstrahlzelle
Mittellamelle
Tracheidenmembran
13
a
b
a
17
b
16



Über den Einfluß des Meerwassers auf die Keimfähigkeit der Samen.

Von

Selim Birger,
Stockholm.

Der große, in der Mitte des vorigen Jahrhunderts eingetretene Aufschwung der Pflanzengeographie machte auch die Frage von der Verbreitung und den Wanderungen der Pflanzen aktuell. Die Möglichkeit ihrer überseeischen Wanderung von einem Kontinent nach einem andern wurde eifrig besprochen, und vor allem behandelte Alfr. de Candolle in seinem 1855 erschienenen Werke „Géographie botanique raisonnée“ die Frage, wie lange Früchte und Samen im Meere herumschwimmen könnten, ohne ihre Keimfähigkeit zu verlieren. Darwin (4)[1] veröffentlichte die von ihm und Berkeley in England hierüber gemachten Experimente, und in Frankreich versuchten besonders Martins (9) und nach ihm Thuret (17) durch ihre hauptsächlich an Küstenpflanzen veranstalteten Experimente zur Lösung dieser Frage beizutragen. Die Versuche zeigten, was direkte Naturbeobachtungen schon früher gelehrt hatten, daß die Früchte und Samen einiger Arten sehr lange schwimmen können, ohne an Keimfähigkeit einzubüßen, während diejenigen anderer Arten sofort untersinken. Bei einer dritten Gruppe hielten sich zwar die Früchte und Samen auf dem Wasser, verloren aber nach kurzer oder längerer Zeit ihre Keimkraft.

In der jüngsten Zeit ist die außerordentlich große Bedeutung des Meeres und der Meeresströmungen für die Wanderungen der Pflanzen in vielen pflanzengeographischen Arbeiten hervorgehoben worden, besonders von Guppy (5), Hemsley (6), Schimper (15), Vahl (19), Warming (23, 24, 25) sowie in Treubs (18) und Penzigs (11) bekannten Studien über die Flora von Krakatau.

Auch in Skandinavien sind einige Versuche über den Einfluß des Salzwassers besonders auf die Keimfähigkeit skandinavischer Arten angestellt worden.[2])

---

[1]) Die Ziffern verweisen auf das Literaturverzeichnis.

[2]) Ähnliche Versuche veranstalteten während der dänischen Grönlandsexpeditionen 1884 Warming (23) und Rosenvinge, 1897 Porsild (12).

Lindmans (8) interessante Untersuchungen der an die norwegische Küste geschwemmten Gegenstände und seine im Anschluß daran gemachten, gut gelungenen Keimversuche mit Samen von *Entada-* und *Mucuna*-Arten, die der Golfstrom von ihren tropischen Standorten in Norwegen ans Land getrieben, sind auch in dieser Beziehung erwähnenswert.

Da diese für die Pflanzengeographie wichtige Frage durch fernere Experimente ihrer schließlichen Lösung näher gebracht werden muß, damit wir unsere Kenntnisse von den verschiedenen größern oder kleinern, je nach der Fähigkeit der Samen, ohne Verlust der Keimkraft im Meere umherzuschwimmen, Verbreitungsmöglichkeiten der Pflanzen erweitern können, seien hier einige derartige Experimente mitgeteilt, die der Verfasser mit 27 skandinavischen und 14 falkländischen Arten angestellt hat.

Die Versuche des Verfassers fanden größtenteils in dem Botanischen Institut der Stockholmer Universität statt und wurden durch die große Freundlichkeit und die mannigfaltigen Ratschläge des Herrn Professor Dr. G. Lagerheim kräftig gefördert.

Versuchsanordnungen.

Die oben erwähnten Versuche sind in sehr verschiedener Weise angeordnet gewesen. Darwin (4) legte die Samen in wassergefüllte Fläschchen und tat so viele Salze hinzu, daß die Zusammensetzung des Wassers derjenigen des Meerwassers entsprach. Einige Versuche erfolgten bei einer Temperatur zwischen + 2 und + 14° C., andere bei + 8 und + 13° C., und schließlich noch andere bei einer Temperatur, die in den sechs ersten Wochen + 0° C. betrug und dann allmählich auf + 7° C. erhöht wurde. Berkeley machte seine Experimente in Meerwasser aus dem Englischen Kanal bei Ramsgate, Thuret (17) in dem der französischen Küste. Martins (9) konstruierte einen in Fächer geteilten Kasten, durch den das Wasser ungehindert hindurchströmen konnte, und ließ ihn an einer Boje im Hafen von Cettes umherschwimmen. Porsild (12) spülte auf seiner Reise nach Grönland die in Gazebeuteln liegenden Samen einmal täglich mit Meerwasser. Diese Versuche gewähren, obgleich ihre Anordnung von den in der Natur obwaltenden Verhältnissen stark abweichen, ein großes Interesse, da auch unpräparierte Samen derselben Proben Keimversuchen unterworfen wurden. Ob aber das Ausbleiben der Keimung von mangelnder Keimenergie überhaupt oder nur von dem schädlichen Einflusse des Meerwassers abhängt, läßt sich in den englischen und französischen Versuchen nicht entscheiden.

Während alle jene Versuche in Meerwasser von etwa 3,4% Salzgehalt erfolgten, hat Sernander (16) einige Experimente mit dem 0,6% Salz enthaltenden Wasser der Ostsee angestellt.

Die Dauer des Wasserbades, d. h. die Länge der Zeit, in der die Samen in Meerwasser aufbewahrt waren, ist sehr verschieden gewesen. Darwins Versuche dauerten 14, 28, 42, 56, 86 bezw. 137, Martins 45 bezw. 93, Guppys 40—53, Sernanders 16, Porsilds

36 Tage usw. Thurets Experimente dauerten am längsten, nämlich 397 Tage.

Bei meinen Versuchen waren die Samenproben in möglichst gleichförmige Partieen geteilt. Von jeder Art fanden im allgemeinen drei Versuche mit je 100 (von einigen mit je 50, bezw. 25) Samen statt. Trotz dieser geringen Anzahl von Samen sind bei diesen Experimenten etwa 10,000 Samen benutzt worden.

1. Der Salzwasserversuch.

Dreißig Tage lang haben die Samen in kleinen Gläsern mit weiter Öffnung gelegen; dieselben waren bis zur Höhe von 3 cm mit antlantischem Wasser von etwa 3,4 $^0/_0$ Salzgehalt gefüllt. Um allzu starke Verdunstung und Konzentration zu verhüten, legte ich über jedes Glas eine Glasscheibe. Etwa alle 3 Tage wurde das Wasser erneuert, und diejenigen Gläser, in denen die Samen am Boden lagen, wurden häufig geschüttelt.

2. Der Süßwasserversuch.

Die Samen haben unter ähnlichen Verhältnissen wie oben 30 Tage im Wasser der Stockholmer Wasserleitung gelegen. Diese Gläser haben wie die des obigen Versuches in einem hellen Zimmer von + 15—20° C. gestanden.

3. Der Kontrollversuch.

Die Samen des Salz- und die des Süßwasserversuches legte ich nach 30 Tagen zum Keimen zwischen Filtrierpapier, das mit Wasser der städtischen Leitung angefeuchtet war, und in ein dunkles Zimmer, dessen Temperatur + 15—20° C. betrug. Unter denselben Umständen legte ich gleichzeitig eine Kontrollprobe zum Keimen hin.

Von sämtlichen Versuchen gilt also, daß sie von denselben Samenproben stammten und gleichzeitig und unter durchaus gleichen äußeren Verhältnissen stattfanden, natürlich mit Ausnahme der für die verschiedenen Versuche speziellen.

Der Salz- und der Süßwasserversuch dauerten von Anfang Mai bis Anfang Juni 1904. Die Keimversuche dauerten gerade ein Jahr, nämlich vom 1. Juli 1904 bis zum 1. Juli 1905.

Ganz einwandfrei ist natürlich diese Arbeitsmethode ebenso wenig wie die anderer Forscher, aber bei reinen Laboratoriumversuchen dürfte man den natürlichen Verhältnissen kaum näher kommen können. Ein Vorteil ist aber jedenfalls hier erreicht: die Experimente lassen sich miteinander durchaus vergleichen.

I. Versuche mit skandinavischen Arten.

Die Experimente betrafen folgende 27 Arten, deren Samen sämtlich im September und Oktober 1903 gesammelt worden waren,

sie waren zur Zeit der Experimente völlig reif. Die Samen der mit [1]) bezeichneten Arten sind von Exemplaren gesammelt, die bei Sandhamm an der Küste der Ostsee wuchsen. Ein Sternchen vor dem Artnamen bedeutet, daß in keinem der Versuche ein Samen selbst nach einem Jahre gekeimt ist.

Actaea spicata L.
Alisma plantago L.
**Alnus incana* (L.) Willd.
**Angelica silvestris* L.[1])
Arctostaphylos uva ursi (L.) Spreng.
Baldingera arundinacea (L.) Dum.[1])
Carex arenaria L.[1])
Comarum palustre L.[1])
Cynoglossum officinale L.[1])
Elymus arenarius L.[1])
Farsetia incana (L.) R. Br.
Festuca arundinacea Scherb.
Glaux maritima L.[1])
**Laserpitium latifolium* L.
Linaria vulgaris Mill.[1])
Lonicera xylosteum L.
Lycopus europaeus L.
Matricaria inodora L.[1])
Peucedanum palustre (L.) Moench.
**Potamogeton natans* L.
Potentilla argentea L.
P. norvegica L.
**Rubus saxatilis* L.
**Sanicula europaea* L.
Stellaria media (L.) Cyrill.
Turritis glabra L.
Valeriana officinalis L.

Die Samen und Früchte einiger Arten sanken sowohl in salzigem wie in süßem Wasser sofort oder innerhalb 24 Stunden zu Boden, wo sie also den größten Teil der Versuchszeit liegen blieben. Es waren dies:

Actaea spicata
Arctostaphylos uva ursi
Baldingera arundinacea (20 % nach 2 Tagen im Salzwasser schwimmend)
Cynoglossum officinale
Elymus arenarius (7 % nach 2 Tagen im Salzwasser schwimmend)
Farsetia incana
Festuca arenaria
Glaux maritima
Laserpitium latifolium (40 % nach 2 Tagen im Salzwasser schwimmend)

Linaria vulgaris (16 % nach 1 Tage im Salzwasser schwimmend)
Lonicera xylosteum
Potamogeton natans (30 % nach 1, 0 % nach 30 Tagen im Salzwasser schwimmend)
Potentilla argentea (3 % nach 1 Tage im Salzwasser schwimmend)
Rubus saxatilis
Stellaria media
Turritis glabra

Von andern Arten schwammen aber Samen und Früchte, und nach 30 Tagen war dies bei folgender (in % ausgedrückter) Anzahl Samen und Früchte der Fall:

Art	im Salzwasser	im Süßwasser
Alisma plantago	97 %	91 %
Alnus incana	48 %	88 %
Angelica silvestris	100 %	85 %
Carex arenaria	100 %	— %
Comarum palustre	97 %	— %
Lycopus europaeus	100 %	100 %
Matricaria inodora	100 %	100 %
Peucedanum palustre	100 %	— %
Potentilla norvegica	76 %	— %
Valeriana officinalis	76 %	— %

Die Resultate der Keimversuche finden sich in der Tabelle Seite 286 a.

Auffallend ist die Erscheinung, daß von mehreren Arten noch nach den ein Jahr lang fortgesetzten Keimversuchen Samen vorliegen, die, dem Äußern nach zu urteilen, leben und daher als „harte“ Samen zu bezeichnen sind, die einmal in der Zukunft Pflanzen hervorbringen können. Bei anderen Pflanzen, wie z. B. *Alisma plantago*, erschwert der festere anatomische Bau des Samens bezw. der Frucht die Feststellung der Anzahl harter Samen. Offenbar sind von einigen Arten einige Samen nach einer bedeutend längeren Ruhezeit gekeimt als die Hauptmasse derselben. Während also z. B. von *Elymus arenarius* innerhalb der ersten 90 Tage 14 Samen nach der Salzwasserbehandlung und 33 in dem Kontrollversuch keimten, keimte in den folgenden 190 Tagen in keinem Versuche auch nur einer. In den hierauf folgenden 70 Tagen (vom 280. bis zum 350. Keimtage) keimten 24 Samen im Kontrollversuch und 12 in dem Salzwasserversuch.

Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß von folgenden 9 Arten eine größere oder kleinere Anzahl Samen auf dem Boden liegend oder auf der Oberfläche schwimmend keimten, wenn sie in Süß-

wasser lagen, während in den daneben stehenden Gläsern mit Salzwasser kein einziger Samen derselben Arten keimte.[1])

Prozent der gekeimten Samen nach 30tägigem Wasserbade:

Art	Es keimten im	
	Süßwasser-versuch	Salzwasser-versuch
Baldingera arundinacea	85 %	0 %
Comarum palustre	13 %	0 %
Farsetia incana	64 %	0 %
Festuca arundinacea	9 %	0 %
Glaux maritima	3 %	0 %
Linaria vulgaris	5 %	0 %
Matricaria inodora	24 %	0 %
Peucedanum palustre	3 %	0 %
Turritis glabra	98 %	0 %

Vergleicht man die Ergebnisse des Kontrollversuches und die des Salzwasserversuches und versucht man aus diesem Vergleiche Schlüsse über den Einfluß des Meerwassers auf die Keimfähigkeit zu ziehen, so findet man folgendes:

1. Das Wasser scheint die Keimfähigkeit folgender Arten gefördert zu haben (von den beiden Zahlen bezeichnet die erste in % die gekeimten Samen des Kontrollversuches und die zweite, ebenfalls in %, die des Salzwasserversuches):

Actaea spicata	51—84
Baldingera arundinacea	2—25
Comarum palustre	0—14
(*Cynoglossum officinale*	1— 2)
(*Lycopus europaeus*	0— 2)
Matricaria inodora	2— 5
(*Peucedanum palustre*	0— 1)
Potentilla argentea	12—83
P. norvegica	6—20
Stellaria media	63—74

2. Das Salzwasser hat keinen nennenswerten Einfluß geübt auf:

Farsetia incana	58—52
Lonicera xylosteum	100—96
Turritis glabra	10—10
Valeriana officinalis	26—22

[1]) Darwin erwähnt jedoch a. a. O., daß mehrere Arten, z. B. *Tussilago farfara*, in Salzwasser gekeimt seien.

Tabelle der Keimversuche.

Anzahl der gekeimten Samen nach folgender Anzahl von Tagen:

Namen	Versuch	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Actaea spicata	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „																														
	Salz „ „																														
Alisma plantago	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „																														
	Salz „ „																														
Baldingera arundinacea	Kontrollversuch					2																									
	Süßwasser „																														
	Salz „ „						16		4		1		1			2												1			
Comarum palustre	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „																			1											
	Salz „ „										1				11		2														
Cynoglossum officinale	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „					1																									
	Salz „ „							2																							
Elymus arenarius	Kontrollversuch																														
	Salzwasser „										1					2				1		1									
Farsetia incana	Kontrollversuch						46	7		3			1									1									
	Süßwasser „							15		2																					
	Salz „ „								10	18		17			3						1			1		1				1	
Festuca arundinacea	Kontrollversuch					2	55		10		3																				
	Süßwasser „						39		41	7																					
	Salz „ „						41			4		8						1													
Glaux maritima	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „						8		1																						
	Salz „ „																														
Linaria vulgaris	Kontrollversuch					11	4		7			1					2														
	Süßwasser „						17																								
	Salz „ „								11	4		4																			
Lonicera xylosteum	Kontrollversuch														5		14		2			4									
	Salzwasser „															1		3		5		7		2		4					
Lycopus europaeus	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „							2																							
	Salz „ „										2																				
Matricaria inodora	Kontrollversuch						1		1																						
	Süßwasser „						1																								
	Salz „ „							3							1																
Peucedanum palustre	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „							10																							
	Salz „ „																														
Potentilla argentea	Kontrollversuch						1				11																				
	Salzwasser „						47		18		5		3			4				3		1				1					
P. norvegica	Kontrollversuch							2				4																			
	Salzwasser „						9		6				2			3															
Stellaria media	Kontrollversuch						59	2		1																					
	Süßwasser „						14		5		21		5													1					
	Salz „ „						3		9		8		5							1		2		4		8	3				
Turritis glabra	Kontrollversuch					5	3		2																						
	Süßwasser „																														
	Salz „ „							3	3		3				1																
Valeriana officinalis	Kontrollversuch																							1				1		2	
	Salzwasser „															2						2		2		1		2			
Aster Vahlii	Kontrollversuch																													2	
	Salzwasser „							2	2		1				1																
Baccharis magellanica	Kontrollversuch																											1		2	
	Salzwasser „									4		1					4									2					
Chabraea suaveolens	Kontrollversuch											3				5			2									1			
	Salzwasser „																														
Hieracium antarcticum	Kontrollversuch							22		44			11			2		1										1			
	Süßwasser „							1																							
	Salz „ „								19			1																			
Hypochaeris arenaria	Kontrollversuch																		3		1										
	Süßwasser „																														
	Salz „ „											1				2		2						2							
Oreomyrrhis andicola	Kontrollversuch																			1		2			1		5		2		4
	Süßwasser „												1		3				9	5		5		4						3	
	Salz „ „																								1						
Pratia repens	Kontrollversuch																														
	Süßwasser „												1																		
	Salz „ „																1														

Namen	Versuch	32	34	36	38	40	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60	70	80	90	100
Actaea spicata	Kontrollversuch																	1	6	8
	Süßwasser „																5	15	17	55
	Salz „ „																2	29	21	30
Alisma plantago	Kontrollversuch														1					
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Baldingera arundinacea	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Comarum palustre	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Cynoglossum officinale	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Elymus arenarius	Kontrollversuch											25		8						
	Salzwasser „			2						4				1					2	
Farsetia incana	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Festuca arundinacea	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „									1		3	4				1			
Glaux maritima	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Linaria vulgaris	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Lonicera xylosteum	Kontrollversuch																			
	Salzwasser „																			
Lycopus europaeus	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Matricaria inodora	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Peucedanum palustre	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																	1		
Potentilla argentea	Kontrollversuch																			
	Salzwasser „			1																
P. norvegica	Kontrollversuch																			
	Salzwasser „																			
Stellaria media	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „					1										13				
	Salz „ „			1						5		19		5						
Turritis glabra	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Valeriana officinalis	Kontrollversuch	1	2										1		3		1			1
	Salzwasser „			1								1								
Aster Vahlii	Kontrollversuch							3										4		1
	Salzwasser „																			
Baccharis magellanica	Kontrollversuch	1																	1	
	Salzwasser „	1		1	1	1											2	2		
Chabraea suaveolens	Kontrollversuch												1							
	Salzwasser „																1			
Hieracium antarcticum	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			
Hypochaeris arenaria	Kontrollversuch	1						1						1		4	6	3		
	Süßwasser „																	2		1
	Salz „ „																			
Oreomyrrhis andicola	Kontrollversuch	3	1	2	2			3						3						
	Süßwasser „																	1		
	Salz „ „																	8	5	1
Pratia repens	Kontrollversuch																			
	Süßwasser „																			
	Salz „ „																			

Namen	Versuch	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300	310	320	330	340	[illegible]	[illegible]	Anzahl der bei den Experimenten benutzten Samen	Anzahl der im Wasser gekeimten Samen	Anzahl sämtlicher gekeimten Samen	Anzahl harter Samen nach [illegible]	[illegible]
Actaea spicata	Kontrollversuch	33	2	1																								[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „	1																										[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „						2																					[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Alisma plantago	Kontrollversuch																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Baldingera arundinacea	Kontrollversuch																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Comarum palustre	Kontrollversuch																											[illegible]	—	[illegible]	—	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	14	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	—	14	—	[illegible]
Cynoglossum officinale	Kontrollversuch		1																									[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Elymus arenarius	Kontrollversuch																				4		7			3		[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salzwasser „																			4	2		6					[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Farsetia incana	Kontrollversuch																											[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Festuca arundinacea	Kontrollversuch																				1							[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Glaux maritima	Kontrollversuch																											[illegible]	—	[illegible]	—	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Linaria vulgaris	Kontrollversuch																											[illegible]	—	[illegible]	—	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Lonicera xylosteum	Kontrollversuch																											[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salzwasser „																											25	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Lycopus europaeus	Kontrollversuch																											[illegible]	—	[illegible]	—	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Matricaria inodora	Kontrollversuch																											100	—	[illegible]	—	[illegible]
	Süßwasser „						1																					[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
	Salz „ „					1																						[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Peucedanum palustre	Kontrollversuch																											100	—	[illegible]	—	[illegible]
	Süßwasser „																											[illegible]	[illegible]	17	—	[illegible]
	Salz „ „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Potentilla argentea	Kontrollversuch																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
	Salzwasser „																											100	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
P. norvegica	Kontrollversuch																											100	—	[illegible]	—	[illegible]
	Salzwasser „																											[illegible]	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Stellaria media	Kontrollversuch																								1			100	—	[illegible]	—	[illegible]
	Süßwasser „																											100	6	[illegible]	—	[illegible]
	Salz „ „																											100	[illegible]	[illegible]	—	[illegible]
Turritis glabra	Kontrollversuch																											[illegible]	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											100	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											100	6	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Valeriana officinalis	Kontrollversuch																											50	—	13	—	[illegible]
	Salzwasser „																											50	6	11	—	[illegible]
Aster Vahlii	Kontrollversuch																											50	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salzwasser „																											50	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Baccharis magellanica	Kontrollversuch																											100	—	5	[illegible]	[illegible]
	Salzwasser „																											100	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Chabraea suaveolens	Kontrollversuch																											50	[illegible]	12	[illegible]	[illegible]
	Salzwasser „	4																										50	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Hieracium antarcticum	Kontrollversuch																											100	—	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											50	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											100	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Hypochaeris arenaria	Kontrollversuch				2		1							2[illegible]														50	[illegible]	43	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „	1																										50	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											50	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Oreomyrrhis andicola	Kontrollversuch																											50	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											50	[illegible]	31	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „		1				1														2							100	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
Pratia repens	Kontrollversuch																											100	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Süßwasser „																											100	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]
	Salz „ „																											100	[illegible]	1	[illegible]	[illegible]



3. Das Salzwasser scheint die Keimfähigkeit herabgesetzt zu haben bei:

(*Alisma Plantago* 1— 0)
Elymus arenarius 57—26
Festuca arundinacea 72—66
Linaria vulgaris 25—19

Aus dieser Zusammenstellung geht auch hervor, daß bei einigen Arten das Ergebnis in dieser oder jener Richtung unbedeutend oder zweifelhaft ist.

Bei keiner von den Arten, die überhaupt in einer größeren Anzahl Samen gekeimt sind, sind die Samen im Salzwasserversuche nach 30 Tagen gänzlich getötet gewesen. Porsild (12) und Rostrup (13) haben aber bei einigen Arten ein solches Resultat gehabt, z. B.:

Art	Es keimten im	
	Kontroll-versuch	Salzwasser-versuch
Agrostemma githago	93 %	0 %
Cannabis sativa	92 %	0 %
Matricaria inodora	87 %	0 %
Viola tricolor	87 %	0 %

Schon vor der Veranstaltung der Experimente schien mir die Möglichkeit vorzuliegen, daß man den Einfluß des Meerwassers auf die Keimfähigkeit der Samen teils in der allgemeinen Wirkung des Wassers (z. B. Erweichung der Samen- oder Fruchtschale usw.), die also auch dem süßen Wasser zukäme, zu suchen habe, teils in der speziellen Wirkung des Meerwassers, die irgendwie durch die darin gelösten Salze verursacht sein könnte.

Um mir hierüber Gewißheit zu erschaffen, stellte ich den jenen beiden anderen Versuchen parallelen Süßwasserversuch an. Wie verschieden das Resultat für mehrere Arten ist, wenn man auch die Keimungsergebnisse dieser Serie mitzählt, beweist umstehende Tabelle.

Wie diese Beispiele zeigen, hat bei der von mir benutzten Experimentanordnung bei der Mehrzahl der untersuchten Arten ein dreißigtägiger Aufenthalt der Samen in süßem Wasser die Keimfähigkeit erhöht. Der Grund ist schwer anzugeben, aber z. B. von *Matricaria inodora*, deren Samen ihre Keimfähigkeit nur kurze Zeit bewahren, könnte man vielleicht annehmen, daß sie deshalb nach dem Wasserbade reichlicher keimte als in dem Kontrollversuche, weil sie in jenem zu einer günstigen Zeit

Art	Es keimten im		
	Kontroll-versuch	Süßwasser-versuch	Salzwasser-versuch
Actaea spicata	5 %	93 %	84 %
Baldingera arundinacea	2 %	85 %	25 %
Farsetia incana	58 %	81 %	52 %
Festuca arundinacea	72 %	96 %	66 %
Glaux maritima	0 %	12 %	0 %
Matricaria inodora	2 %	26 %	5 %
Peucedanum palustre	0 %	13 %	1 %
Turritis glabra	10 %	98 %	10 %

genügend Licht[1]) und Feuchtigkeit gehabt hätte. 24 von allen gekeimten 26 Samen keimten nämlich schon auf der Wasseroberfläche schwimmend.

Die Keimdauer erscheint in den drei Serien sehr verschieden, wovon folgende Arten als Beispiele dienen mögen.

Art	nach Tagen	Es keimten im		
		Kontroll-versuch	Süßwasser-versuch	Salzwasser-versuch
Actaea spicata	90	7 %	37 %	62 %
	100	15 %	92 %	90 %
Elymus arenarius	56	33 %	— %	12 %
Lonicera xylosteum	16	76 %	— %	4 %
Potentilla argentea	8	1 %	— %	35 %
P. norvegica	8	2 %	— %	15 %
Stellaria media	7	61 %	14 %	3 %
Valeriana officinalis	27	4 %	— %	18 %

Rostrup erwähnt aaO. S. 40 eine eigentümliche Tatsache: *Atriplex litoralis* hat zweierlei Samen. Die Hauptmasse ist schwarz, aber eine kleine Anzahl ist braun und etwas größer als die schwarzen. Von der in der Natur eingesammelten Mischung keimten in seinem Kontrollversuche 60 % und in seinem Salzwasserversuch 90 %; untersuchte man aber von den beiden Samensorten jede für sich, so ergab sich folgende Veränderung des Verhältnisses:

[1]) Jönsson (7 S. 37) sagt: Die Kraft des Lichtes, in einem Samen die Keimfähigkeit zu erwecken, wird immer kleiner, je mehr sich derselbe bei zunehmendem Alter dem vollständigen Reifestadium nähert.

Art		Es keimten im	
		Kontrollversuch	Salzwasserversuch
Atriplex litoralis	Schwarze Samen	22 %	92 %
	Braune Samen	100 %	74 %

Unter den vom Verfasser untersuchten Arten bestehen die Früchte von *Comarum palustre* teils aus dunkleren, gewöhnlich kleineren, teils aus helleren, größeren. Vielleicht hängt dieser Unterschied nur von dem verschiedenen Reifegrade der Samen bei der Ernte ab. Ein Unterschied der Keimkraft bei den hellen und den dunkeln Samen der einzelnen Proben ließ sich jedoch nicht nachweisen.

Da es für die Diskussion der Verbreitungsmöglichkeiten der skandinavischen Pflanzenarten von Interesse sein kann, alle Experimente, welche die Widerstandsfähigkeit ihrer Samen bei längerem Aufenthalt in Meerwasser beleuchten, an einer Stelle gesammelt zu sehen, habe ich diese Versuche auf S. 272—275 sämtlich in tabellarischer Form vereinigt. Die Gesamtzahl der von ihnen berührten Arten beträgt jedoch nur 84. Darwin und Berkeley haben mit 11, Martins mit 14, Thuret mit 3, Rostrup mit 35, Sernander mit 5 und ich mit 27 skandinavischen Arten experimentiert. Doch sind, wie schon oben erwähnt, diese Versuche wegen der großen Verschiedenheit der Experimentanordnungen nicht ganz vergleichbar.

Experimente über den Einfluß des Salzwassers auf die Keimfähigkeit der Samen einiger skandinavischen Arten.

Namen der Arten	Experimentator[1]	Tage im Salzwasser	Es keimten im Salzwasserversuch	Es keimten im Kontrollversuch
Actaea spicata L.	B	30	84 % aller Samen	51 % aller Samen
Arctostaphylos uva ursi (L.) Spreng.	B	30	— „ „ „	1 „ „ „
Agrostemma githago L.	R	36	— „ „ „	93 „ „ „
Alisma plantago L.	B	30	— „ „ „	1 „ „ „
Angelica archangelica L.	R	36	1 „ „ „	86 „ „ „
Apium graveolens L.	D	85, 137	Nach 85 Tagen keimten die Samen ausgezeichnet, nach 137 Tagen nur 6 von einigen hundert	
	T	397	Keimung begann nach 53 Tagen. Die nach dem Salzwasserversuch entwickelten Pflänzchen schienen kräftiger zu sein als die des Kontrollversuches	
Armeria elongata (Hoffm.) Koch *maritima* (Mill.) Willd.	R	36	36 % aller Samen	13 „
Aster tripolium L.	M	45	0 „ (Samen verfault)	
Atriplex litoralis L.	R	36	90 %	60 „
Avena elatior L.	R	36	0 „	86 „
Baldingera arundinacea (L.) Dum.	B	30	25 „	2 „
Borrago officinalis L.	D	14, 28, 42	Nur wenige keimten nach 14-, 1 nach 28- und 0 nach 42-tägigem Wasserbade	
Brassica campestris L. v. *Rapa* L.	Bk	30	keimten	
Cakile maritima Scop.	M	45	65 %	
	R	36	100 „	57 „
Campanula rapunculus L.	M	45	0 „ (Samen verfault)	
Cannabis sativa L.	R	36	0 %	92 „
Capsella bursa pastoris (L.) Medik.	R	36	24 „	77 „
Carduus crispus L.	R	36	1 „	92 „
Carex arenaria L.	B	30	26 „	0 „
C. dioica L.	R	36	76 „	94 „
Carum carvi L.	R	36	56 „	93 „
Centaurea cyanus L.	R	36	62 „	87 „
Centaurea scabiosa L.	S	16	0 „ , in 21 Tagen	

[1]) Die Abkürzungen bedeuten: Bk = Be[illegible]; B = Birger: D = Darwin; M = Martins; R = Rostrup[illegible]ander: T = Thuret.

Namen der Arten	Experimentator	Tage im Salzwasser	Es keimten im Salzwasserversuch	Es keimten im Kontrollversuch
Chenopodium album L.	R	36	15 %	92 %
Cochlearia officinalis L.	R	36	5 „	98 „
Comarum palustre L.	B	30	14 „	0 „
Crambe maritima L.	D	37	keimten gut	
	M	45	0 %	
	R	36	24 „	45 „
Cynoglossum officinale L.	B	30	2 „	1 „
	R	36	23 „	62 „
Datura stramonium L.	M	45	0 „ (Samen verfault)	
Daucus carota L.	D	56, 85	Nach 56 Tagen keimten 10 %, nach 85 nur wenige	
Elymus arenarius L.	B	30	26 %	57 „
Eryngium maritimum L.	M	45, 93	Die ersten Samen keimten, nachdem sie 45 Tage im Salzwasser gelegen, am 32. Tage. Es keimten insgesamt 60 %. Nach 93-tägigem Wasserbade keimte 0 %	
Evonymus europaeus L.	M	45	0 %, Samen anscheinend unversehrt	
Farsetia incana (L.) R. Br.	B	30	52 %	58 „
Festuca arundinacea Schreb.	B	30	66 „	72 „
	R	36	84 „	94 „
Galium boreale L.	R	36	1 „	51 „
Geranium sanguineum M.	R	36	27 „	91 „
Hippophaë rhamnoides L.	R	36	49 „	91 „
Ilex aquifolium L.	R	36	0 „	6 „
Isatis tinctoria L.	M	45	0 „, (Samen verfault)	
Juncus alpinus L.	R	36	3 %	79 „
Lappa tomentosa (Mill.) Lam.	R	36	95 „	96 „
Lathyrus maritimus (L.) Bigel.	R	36	88 „	91 „
Linaria vulgaris Mill.	B	30	19 „	25 „
Linum usitatissimum L.	D	7, 14, 28, 42	Nach 7 bezw. 14 Tagen keimten von einer großen Anzahl Samen 2 oder 3, nach 28 Tagen bloß 1 und nach 42 Tagen kein Samen	
	R	36	72 %	85 „
Lithospermum officinale L.	M	45	keimten in 23 Tagen	
Lonicera xylosteum L.	B	30	96 %	100 „
Lycopus europaeus L.	B	30	2 „	0 „
Matricaria chamomilla L.	R	36	0 „	87 „
M. inodora L.	B	30	5 „	2 „

Namen der Arten	Experimentator	Tage im Salzwasser	Es keimten im Salzwasserversuch	Es keimten im Kontrollversuch
Medicago lupulina L.	R	36	24 %	68 %
M. sativa L.	T	364	Nur 5 Samen nicht verfault, hiervon keimten bloß 2	
Melampyrum pratense L.	S	16	1 %	
Melilotus alba Desv.	T	364	92 „	91 „
Onobrychis sativa Lam.	M	45	0 „ . Samen anscheinend frisch	
Papaver somniferum L.	D	28, 54	Keimten nach 28 Tagen gut, aber nach 54 Tagen gar nicht	
Peucedanum palustre (L.) Moench	B	30	1 %	0 „
Pinus silvestris L.	S	16	6 „	
P. abies L.	S	16	1,5 „	
Plantago major L.	R	36	9 „	100 „
Potentilla argentea L.	B	30	83 „	12 „
P. norvegica L.	B	30	20 „	6 „
Rumex aquaticus L.	M	45, 93	80 „ nach 45 Tagen 20 „ „ 93 „	
Rumex domesticus Hn.	R	36	75 „	99 „
Salsola kali L.	M	45, 93	60 „ nach 45 Tagen 0 „ „ 93 „	
Samolus valerandi L.	R	36	0 „	91 „
Saxifraga aizoides L.	D	30	0 „ . Samen jedoch schlecht	
Scleranthus perennis L.	R	36	61 %	92 „
Sinapis alba L.	M	36	75 „ . Keimung begann nach 13 Tagen	
Sorbus aria (L.) Crantz.	R	36	0 %	46 „
Spiraea filipendula L.	R	36	5 „	79 „
Stellaria media (L.) Cyrill.	B	30	73 „	62 „
Tetragonolobus siliquosus (L.) Roth.	M	45	0 „ . Samen anscheinend frisch	
Thlaspi arvense L.	S	16	1 %	
Trifolium incarnatum L.	D	5, 11, 19, 20	Trockene Samen starben nach 11-tägigem Bade, frische keimten sehr gut nach 5, gut nach 12 und 1 nach 20 Tagen (von mehreren hundert Samen).	
Turritis glabra L.	B	30	10 %	10 „
Tussilago farfara L.	D	25 (9)	Von den Salzwassersamen keimten viele unter Wasser nach 9 Tagen. Noch nach 25 Tagen lebten einige der Pflänzchen.	

Namen der Arten	Experimentator	Tage im Salzwasser	Es keimten im Salzwasserversuch	Es keimten im Kontrollversuch
Ulex europaeus L.	D	11, 14, 28	Keimten gut nach 11 Tagen, 2 keimten nach 14 Tagen und nach 28 Tagen waren alle tot	
Xanthium strumarium L.	R	36	92 %	89 %
Valeriana officinalis L.	B	30	22 „	26 „
Viola tricolor L.	R	36	0 „	87 „

Bei der näheren Durchsicht dieser Tabelle findet man, daß in den Fällen, wo mehrere Forscher mit derselben Art experimentiert haben, zuweilen das Ergebnis verschieden gewesen ist, so z. B. bei *Crambe maritima*, deren Samen, nachdem sie 37 Tage in Salzwasser gelegen, bei Darwin gut keimten, während sie nach 45 Tagen bei Martins gar nicht keimten, und Rostrup nach 36tägigem Salzwasserbade 24 % zum Keimen bringt. Ebenso findet Darwin, daß von einer großen Anzahl Samen von *Linum usitatissimum* nach 7 bezw. 14tägigem Salzwasserbade nur 2 oder 3, nach 28 Tagen 1 und nach 42 0 Samen keimten. Rostrup dagegen erhält nach 36 Tagen 72 % keimende Samen. Wahrscheinlich kann man diese Verschiedenheit der Ergebnisse zum größten Teil dem Mangel jeglicher Kontrollversuche zuschreiben, da nur diese die Frage von dem Grade der Keimfähigkeit der betr. Samenprobe entscheiden können. Rostrup und Verfasser haben nur eine gemeinsame Art: *Cynoglossum officinale;* die Resultate sind sehr verschieden, aber die Kontrollversuche beweisen, daß die Samenproben, mit denen wir gearbeitet, eine sehr verschiedene Keimfähigkeit besaßen.

Darwins und Martins' Versuche sind besonders deswegen interessant, weil beide Forscher die Samen derselben Art nicht gleich lange haben im Wasser liegen lassen; sie haben dabei gefunden, daß gewisse Samen es recht gut vertragen, eine kurze Zeit in Salzwasser zu liegen, daß aber, wenn das Wasserbad länger dauert, ein Samen nach dem andern zugrunde geht. Dies scheint anzudeuten, daß die individuelle Fähigkeit der Samen, dem schädlichen Einfluß des Salzwassers auf die Keimfähigkeit zu widerstehen, höchst verschieden ist. Martins fand z. B., daß nach 45tägigem Salzwasserbade 80 % der Samen von *Rumex aquaticus,* aber nach 93tägigem nur 20 % keimten.

Thurets Befund, daß einige Samen von *Medicago sativa* und 92 % von *Melilotus alba,* nachdem sie 364 Tage in Salzwasser gelegen, keimten, ist auch bemerkenswert.

Da, wie wir gesehen haben, das Salzwasser auf die Keimfähigkeit der Samen entweder schädlich oder auch günstig wirken kann, hat es ein besonderes Interesse, zu untersuchen, wie es sich hier mit den Pflanzen der Meeresküste verhalten mag, da man ja

bei ihnen erwarten sollte, daß sie sich allgemein dem durch das Meerwasser vermittelten Samentransport angepaßt hätten. Ich habe deshalb hier einige Küstenpflanzen zusammengestellt; aus dieser Tabelle geht aber hervor, daß, wenn auch in mehreren Fällen eine Vermehrung der Keimfähigkeit konstatiert werden kann, dies doch bei weitem nicht die allgemeine Regel ist.

Martins fand, daß von den Samen von *Eryngium maritimum* und *Salsola kali* nach 45tägigem Salzwasserbade 60 % keimten, aber nach 93 Tagen alle Samen tot waren.

Der Einfluß des Salzwassers auf die Keimfähigkeit der Samen einiger Küstenpflanzen.

Art	Dauer des Salzwasserbades	Es keimten im Salzwasserversuch	Es keimten im Kontrollversuch
Armeria maritima	36 Tage	36 %	13 %
Atriplex litoralis	„ „	90 %	60 %
Cakile maritima	„ „	100 %	57 %
Carex arenaria	30 „	26 %	0 %
Cochlearia officinalis	36 „	5 %	98 %
Crambe maritima	„ „	24 %	45 %
Elymus arenarius	30 „	26 %	57 %
Festuca arundinacea	„ „	66 %	72 %
Lathyrus maritimus	36 „	88 %	91 %
Samolus valerandi	„ „	0 %	91 %

II. Versuche mit falkländischen Arten.

Die Experimente haben 14 Arten umfaßt; von sämtlichen hatte Verfasser die Samen vom 18. Februar bis 2. März 1904 in der Umgegend von Port Stanley auf den Falklandinseln eingesammelt. Ein Sternchen vor dem Artennamen gibt an, daß in keinem der Versuche überhaupt ein Samen nach einem Jahre gekeimt ist. Diese Experimente fanden zu derselben Zeit und nach demselben Verfahren wie diejenigen der skandinavischen Arten statt. Es waren dies folgende Arten:

Aster Vahlii Hook & Arn.
Baccharis magellanica (Lam.) Pers.
**Bolax glebaria* Comm.
**Carex trifida* Cav.
Chabraea suaveolens DC.
**Empetrum rubrum* Vahl.
**Gunnera magellanica* Lam.
Hieracium antarcticum d'Urv.
Hypochaeris arenaria Gaud.

**Marsippospermum grandiflorum* (L. f.) Hook.
Oreomyrrhis andicola Endl.
Pratia repens Gaud.
**Rostkovia magellanica* (Lam.) Hook. f.
**Viola maculata* Cav.

Von folgenden Arten sanken die meisten Samen sofort oder innerhalb 24 Stunden zu Boden:

Aster Vahlii[1]) (nach 30 Tagen schwammen noch 10 %).
Baccharis magellanica[2]) (nach 1 T. 25 %, nach 5 T. 7 %).
Bolax glebaria (nach 2 T. 6 % schwimmend).
Chabraea suaveolens[1]) (nach 2 T. 0 % schwimmend).
Empetrum rubrum (nach 2 T. 0 % schwimmend).
Gunnera magellanica[3]) (nach 1 T. 23 %, nach 5 T. 2 %).
Hieracium antarcticum[1]) (nach 1 T. 0 % schwimmend).
Hypochaeris arenaria[1]) (nach 2 T. 0 % schwimmend).
Marsippospermum grandiflorum (nach 5 T. 6 % schwimmend).
Oreomyrrhis andicola (sanken sofort).
Pratia repens (sanken sofort).
Viola maculata (nach 1 T. — % schwimmend).

Von *Carex trifida* schwammen jedoch noch nach 30 Tagen 18 % der von ihrem Utriculus befreiten Früchte, und von *Rostkovia magellanica* schwammen noch 92 % der Samen nach 30 Tagen.

Da diese Experimente schon an anderer Stelle (3, S. 303) erwähnt sind, sei hier nur kurz über dieselben berichtet.

Wie von den skandinavischen Arten keimten auch hier einige Arten (von *Hieracium antarcticum* 36 %, von *Hypochaeris arenaria* 34 % und von *Pratia repens* 1 %) in süßem Wasser, während dagegen die Samen dieser Arten keine Spur von Leben zeigten, wenn sie in Salzwasser gelegen hatten.

Vergleicht man den Salzwasser- mit dem Kontrollversuch, so findet man folgendes:

1. Die Keimfähigkeit wird durch das Salzwasser verstärkt (die erste Ziffer bezeichnet % der gekeimten Samen des Kontrollversuches, die zweite % derjenigen des Salzwasserversuches) bei folgenden:

Baccharis magellanica	5—19
(*Pratia repens*	0— 1)

2. Die Keimfähigkeit wird herabgesetzt bei:

Aster Vahlii	20—12
Chabraea suaveolens	24—10
Hieracium antarcticum	81—20
Hypochaeris arenaria	86—14
Oreomyrrhis andicola	58—19

[1]) Früchte mit Haarpinsel.
[2]) Früchte ohne Haarpinsel.
[3]) Ganze Früchte.

Wie bei den skandinavischen Arten ergibt auch hier der Süßwasserversuch ganz verschiedene Werte, z. B.:

Art	Es keimten im		
	Kontroll-versuch	Süßwasser-versuch	Salzwasser-versuch
Hieracium antarcticum	81 %	74 %	20 %
Hypochaeris arenaria	86 %	76 %	14 %
Oreomyrrhis andicola	58 %	62 %	19 %

Auch die Keimdauer derselben Art ist, wie aus der Tabelle S. 268a hervorgeht, in den drei Versuchen recht verschieden.

Aus der obigen Darstellung geht hervor, daß das Meerwasser die Keimkraft mehrerer Samen vermindern oder geradezu ertöten kann. Auf die Keimfähigkeit anderer Samen dagegen scheint das Meerwasser ohne Zweifel fördernd zu wirken.

Keiner der oben zitierten Forscher hat den Versuch gemacht, wie man sich diese Beeinflussung zu erklären habe. Allerdings ist es schon lange bekannt, daß sich die Keimfähigkeit erhöht, wenn die betreffenden Samen eine Zeitlang in gewissen Salzlösungen gelegen haben. Auch weiß man, daß die Samen mehrerer Arten von gewissen Salzlösungen, die auf andere Samen keine schädliche Wirkung haben, getötet werden.[1])

Es ist ja möglich, daß die besonderen osmotischen[2]) Verhältnisse, welche bei dem Salzwasserbade auf die Samen wirken, eine Rolle spielen.

Von dem anatomischen Bau der Samenschale, der Gegenwart eines Wachsüberzuges der Samen u. dergl. sollte man auch eigentlich eine gewisse Wirkung erwarten, aber die diesbezügliche Untersuchung des Materials liefert hierfür keinerlei Beweise, sei es in dieser oder in jener Richtung.

---

[1]) In der landwirtschaftlichen Literatur wird angegeben, daß eine 6 % Lösung von Kupfer- oder Eisensulfat die Samen von *Sinapis arvensis* L., *Brassica campestris* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop. und andere Arten töte, ohne den Früchten des Hafers zu schaden. Ein ähnliches Resultat solle auch durch Düngung mit Chilisalpeter, schwefelsaurem Ammoniak und 40 % Chlorkaliumlösung gewonnen werden.

[2]) Eine Analogie hiervon würde man in den Studien von Loeb und anderen Forschern über die Verschiedenheit der Entwicklung finden können, welche die Eier und Larven der niederen Tiere in Salzlösungen je nach dem Grade der Konzentration derselben erreichen. Als Beweis für die Schwierigkeit, die tieferliegenden Ursachen der veränderten Keimfähigkeit zu ergründen, sei daran erinnert, daß die Keimkraft z. B. durch Röntgenstrahlen, Radiumlicht und elektrische Ströme auffallend beeinflußt wird, ohne daß man imstande wäre, an den Samen eine äußere Veränderung nachzuweisen

Schließlich ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß das Salzwasser auf die für die Keimung der Samen wichtigen Enzyme wirke.

Wenn man aber alles zusammen erwägt, so ist die Frage von dem Einfluß des Meerwassers auf die Keimfähigkeit der Samen noch eine offene.

Der Einfluß des Meerwassers auf die Keimfähigkeit der Samen hat natürlich für die vom Meere transportierten Samen eine große Bedeutung. Denkt man sich z. B. eine große Anzahl Samen verschiedener Arten zwischen zwei entfernten Küsten im Meere treiben, so werden selbstverständlich diejenigen Samen und Früchte, die eine schlechte Schwimmfähigkeit haben, zuerst eliminiert, aber außerdem sind von denjenigen, welche die fremde Küste erreichen, viele inzwischen getötet. In dieser Weise würde mittels des Meerwassers eine Auslese der eine Küste besiedelnden Arten stattfinden.

Es ist, wenn wir uns für diese Annahme auch auf keine Experimente berufen können, wahrscheinlich, daß Wasser von geringerem Salzgehalt eine schwächere Wirkung auf die Samen hat als das stärker konzentrierte.

Der Salzgehalt der Skandinavien umgebenden Meere beträgt an der Oberfläche nach Warming (21, S. 106) etwa 3,5 % im Ozean[1]), 3 % im Skagerrak, 3—1,5 % im Kattegat, 1,27 % im großen Belt, 0,92 % im Sund (wo er jedoch je nach den Strömungen bedeutend schwankt), 0,5—0,1 % im Bottnischen und 0,7—0,3 % im Finnischen Meerbusen.

Am bedeutungsvollsten wäre also das Meerwasser für die an Norwegens und Dänemarks Küsten schwimmenden Pflanzensamen.

Interessant ist auch die Tatsache, daß der Salzgehalt der die skandinavischen Küsten bespülenden Meere in einer vergangenen Einwanderungsperiode der skandinavischen Flora bei weitem höher gewesen, als er heute ist. Während jener sogenannten Litorinazeit, die etwa mit dem mittleren und jüngeren Teil der Eichenzeit zusammenfällt (1 und 2), waren übrigens die Bedingungen für die Verbreitung der Pflanzen mittels der Meeresströme günstiger als in der Gegenwart.

Der Einfluß des Meerwassers ist also wohl ein Faktor, den wir nicht außer Acht lassen dürfen bei der Beurteilung sowohl der Einwanderung der skandinavischen Flora als auch ihrer ferneren Verbreitung und Verteilung in der Gegenwart.

---

[1]) Den größten Salzgehalt haben das Rote Meer (4 %) und das Mittelmeer (3,5—3,9 %).

Literaturverzeichnis.

1. Andersson, Gunnar: Svenska växtvärldens historia. 2. Aufl. Stockholm 1896.
2. —, Geschichte der Vegetation Schwedens. (Englers Bot. Jahrb. Bd. 22. 1896).
3. Birger, Selim: Die Vegetation bei Port Stanley auf den Falklandsinseln. (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 39. 1906).
4. Darwin, Charles: On the action of sea-water on the germination of seeds. (Journ. of Linn. Society. 1857.) (Vgl. „Gardeners Chronicle" 26/5, 1 8. 24/10 1855.)
5. Guppy, H. B.: The dispersal of plants as illustrated by the flora of Keeling or Cocos Islands. (Transactions of the Victoria Institute. 1890.)
6. Helmsley, V. B.: On the dispersal of plants by oceanic currents and birds. (Report on the scientific result of the voyage of H. M. Challenger during the years 1873—1878. Botany. Bd. 1. Appendix.)
7. Jönsson, B.: Iakttagelser öfver ljusets betydelse för fröns groning. (K. Fysiografiska sällskapets handl. Lund 1893.)
8. Lindman, C.: Om drifved och andra af hafsströmmar uppkastade naturföremål vid Norges kuster. Göteborg 1883.
9. Martins, C.: Expériences sur la persistance de la vitalité des graines flottantes à la surface de la mer. (Bull. Soc. bot. de France. 1857.)
10. Norman, J. M.: Norges arktiske Flora. I, II. Kristiania 1894—1900.
11. Penzig, Die Fortschritte der Flora von Krakatau. (Annal. du jardin bot. de Buitenzorg. 1902.)
12. Pedersen-Porsild, M.: Bidrag til en Skildring of Vegetationen paa Øn Disko (resumé: Essai sur la végétation de l'île de Disko). (Meddelelser om Grønland. Bd. 25. 1902).
13. Rostrup, O.: Havvandets Indflydelse paa Frøs Spireevne. (Tidsskrift for Landbrugets Planteavl. Kopenhagen. Bd. 8. 1902.)
14. Salter, J.: On the vitality of seeds after prolonged submersion in the sea. (Journ. of Linn. Society. 1857.)
15. Schimper, A. F. W.: Indomalayische Strandflora. Jena 1891.
16. Sernander, R.: Den skandinaviska vegetationens spridningsbiologi. Upsala 1901.
17. Thuret, G.: Expériences sur des graines de diverses espèces plongées dans de l'eau de mer. (Archiv. des sciences de la bibliothèque universelle. 1873.)
18. Treub, M.: Notice sur la nouvelle flore de Krakatau. (Annal. du jardin bot. de Buitenzorg. Bd. 7. 1888.)
19. M. Vahl, Madeiras Vegetation. Kopenhagen und Kristiania 1904.
20. —. Über die Vegetation Madeiras (Engl. Bot. Jahrb. Bd. 36. 1905).
21. Warming, E.: Plantesamfund. Kopenhagen 1895.
22. —, Pflanzenvereine. Deutsche Ausgabe von No. 21 von E. Knoblauch. 2. Ausgabe. Berlin 1902.
23. —, Om Grønlands Vegetation (Meddelser om Grønland. Bd. 12. 1898).
24. —, The history of the flora of Faeröes. (Botany of the Faeröes. II. Kopenhagen 1903.)
25. —, Dansk Plantevækst. 1, Strandvegetation. Kopenhagen 1906.

Manifestations of polarity in plant cells which apparently are without centrosomes.

By

W. Marquette.

With plate XIII.

The existing evidence seems to favor the view that the formation of the karyokinetic spindle occurs in quite a different fashion in the animals than in the higher plants. The most frequently noted and discussed difference in the two cases is the presence of the so-called centrosome in the one and its at least apparent absence in the other. While the existence of the centrosome as a permanent cell organ in the animal cell is by no means universally admitted, the evidence for its occurrence as such in some cases at least seems unquestionable. The presence of the center, as Rabl and Flemming most clearly pointed out, involves a visible polar organization in the cell; even in the resting stages the cell shows a polar organization whose main axis is a straight line passing through the center and the nucleus. When the cell prepares to divide, the centrosome divides first, the two halves separate, and the spindle figure develops about them as centers; from the beginning it is a bipolar figure. At any moment then such cells present a polar, never an isotropic structure. The most thoroughly studied animal cells in general show such an organization as do also many of the lower plants. Amongst the Algae for example *Fucus*[1]) and *Dictyota*[2]) show at least during the processes of division distinct central bodies, and in the apical cells of *Stypocaulon*[3]) centre is also present in the resting stages.

[1]) Strasburger, E.: Kernteilung und Befruchtung bei *Fucus*. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897. p. 351.)

[2]) Mottier, D. M.: Das Centrosom bei *Dictyota*. (Ber. d. Deut. bot. Gesel. Bd. XVI. 1898. p. 123.) Nuclear and cell division in *Dictyota dichotoma*. (Ann. Bot. Vol. XIV. 1900. p. 163.)

[3]) Swingle, W. T.: Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilung bei den Sphacelariaceen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897. p. 297.)

Amongst the fungi there is a whole series in which centers have been found, and in some of them also the central body stands out plainly in the resting as well as in the dividing cells. Of these *Phyllactinia*[1]) especially deserves mention for in it not only can the central body be traced uninterruptedly from one cell generation to another but its relation to the chromatin can be clearly followed.

For a considerable period[2]) similar relations were described for the higher plants (Phanerogams and vascular cryptogams). However, the investigations concerned were largely led by conceptions which had their origin in the results obtained on the zoological side; they left much to be desired in regard to both perfection of technique and completeness of the observations. It was not until the appearance of the „Bonner Studien“[3]) in 1897 that an approximately complete account of the development of a karyokinetic figure in the higher plants was presented. According to these observations a so-called „resting“ cell shows a strictly isotropic structure, neither within the nucleus nor in the cytoplasm is there an organ or even a region which could in any way be compared to a centrosome. As nuclear division approaches, fibers appear in the cytoplasm which are at first arranged radially about the nucleus but later bend over till they form a felt about the nuclear membrane so that it lies as it were in a nest of fibers. Then these fibers draw together more distinctly in cone shaped groups, but even at this time there is no indication as to where the definitive spindle poles are to lie. The bipolar spindle arises from this multipolar stage, as it is called, in that the various cones unite into two which are opposite each other and whose bases rest against each other. After nuclear and cell division is completed there apparently is no longer any trace of a polar organization in the cell, it again presents an isotropic structure.

Our knowledge of spindle formation was further extended by a large number of observers and to most widely separated species of the higher plants with the result that everywhere the process was found essentially the same as described by Osterhout and Mottier. While some of these papers present a carefully worked out, detailed account, of spindle-formation (see for example the work of Mottier on the embryosac of *Lilium*[4]) and that of allen on the

---

[1]) Harper, R. A.: Sexual reproduction and the organization of the nucleus in certain mildews. (Carnegie Inst. Washington. 1905.)

[2]) First by Guignard, Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales. (Compt. Rend. T. CXII 1891. p. 539.)

[3]) Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897. Especially Osterhout. Über Entstehung der karyokinetischen Spindel bei Equisetum, and Mottier: Beiträge zur Kenntnis der Kernteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen und Monokotylen.

[4]) Mottier, D. M.: Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosacks und die Vorgänge bei der Befruchtung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 31. 1898 .p. 125.)

pollen-mother-cells of *Larix*[1]) it is to be noted that a large number of them come no nearer to presenting a developmental history of the spindle figure carefully worked out on technically adequate preparations than did the earlier centrosome studies on plant cells.

There have also appeared since the „Bonner Studien" a large number of papers in which granules or aggregations of granules are described as lying at the spindle poles in various species of higher plants and considered as of the nature of centrosomes.[2]) The same criticism applies to all of these latter investigations — the content themselves too much with the finding of a granule or granules at the spindle poles during one or several stages of mitosis without tracing the development of these granules and their relation to the formation of the spindle. That however the mere occasional finding of a granule at the poles of the completed spindle or in any other isolated stage of mitosis shows nothing as to the function or nature of that granule has been repeatedly shown.

From the standpoint of our knowledge of the so-called blepharoplast, the question of the existence of central bodies in the higher plants assumes a somewhat different aspect. It has been shown by Belajeff,[3]) Shaw,[4]) and others that blepharoplasts occur quite generally among the vascular cryptogams, and the work of Hirase,[5]) Ikeno,[6]) and Webber[7]) has given us full data as to their presence and structure in the lower Gymnosperms. They appear as well defined organs of the cell although present, as far as known, during but a limited number of cell generations. In their function as ciliaforming organs, the blepharoplasts show a behavior analogous to that of the central bodies of animal cells during the

---

[1]) Allen, O. E.: The early stages of spindle-formation in the pollen-mother-celle of Larix. (Ann. Bot. Vol. XVII. 1903. p. 281.)

[2]) See for instance Bernard, Quelques remarques a propos des centres kinétiques. (Jour. de Bot. XIX. 1905. p. 80.) who also gives an extensive list of works belonging in this category.

[3]) Belajeff, W.: Über den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. (Ber. d. Deut. bot. Ges. Bd. XV. p. 337.) Über die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. (Ibid. Bd. XVII. p. 399.) Über die Ähnlichkeit einiger Erscheinungen in der Spermatogenese bei Tieren und Pflanzen. (Ibid. p. 342.) Über die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. (Ibid. Bd. XVIII. p. 140.)

[4]) Shaw, W. R.: Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. (Ber. d. Deut. bot. Ges. Bd. XVI. 1898. p. 177.)

[5]) Hirase, S.: Notes on the attraction-spheres in the pollen-cells of Ginkgo biloba. (Bot. Mag. Tokyo. Vol. VIII. 1894. p. 359); Études sur la fécundation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo. Vol. VIII. Pt. II. 1895. p. 307); Études sur la fécondation et l'embryogénie du Ginkgo biloba. (Ibid. Vol. XII. Pt. II. 1898. p. 103.)

[6]) Ikeno, S.: Zur Kenntnis des sogenannten „centrosomähnlichen" Körpers im Pollenschlauch der Cycadeen. (Flora. Bd. 85. 1898. p. 15.) Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und den Vorgang der Befruchtung bei Cycas revoluta. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32. 1898. p. 557.) Also Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Tokyo Vol. XII p. 152.

[7]) Webber, H. J.: Peculiar structures occuring in the pollen tube of Zamia. (Bot. Gaz. Vol. XXIII. 1897. p. 453.) Spermatogenesis and fecundation of Zamia. (Bur. Plant Ind. Bull. No. 2. 1901. U. S. Dept. Agri.)

metamorphosis of the spermatid. Whether they also play a role analogous to that of the central bodies during nuclear division is perhaps still an open question. Webber concluded[1]) that the blepharoplast takes no part in nuclear division and that it is not the homologue of the centrosome, a conclusion which Strasburger[2]) also reached after reviewing the evidence at hand at the time. Hirase[3]) and Ikeno[4]) on the other hand considered the blepharoplast the homologue of the centrosome although they present no very convincing evidence of its participation in nuclear division. On the other hand, Belajeff[5]) in his observations on the microgametophytes of *Marsilia* traces the blepharoplast through a number of cell generations preceding the antherozoids and finds that they divide preparatory to nuclear division and that the spindle figure develops about the separating halves just as about the central bodies in animal cells. This account of Belajeff's is the most complete we have describing a participation of the blepharoplast in nuclear division. It is to be hoped that further investigation will throw more light on the origin of the blepharoplast and its possible relations to the spindle, both in the vascular cryptogams and in the Cycads.

While the multipolar stage in spindle development has been found to be of wide spread occurrence it appears that its multipolar polyarch origin, to employ Strasburger's terminology, is restricted in general to sporogenous tissues; that in vegetative cells the spindle is diarch from the beginning. Rosen[6]) gave an essentially correct sketch of spindle development in vegatative cells, but it is especially due to Němec's work[7]) that attention has been called to the differences between the mitoses in vegetative and in sporogenous tissues. Strasburger[8]) has however pointed out a series of intermediate types which indicate that there is no such great disparity in the methods of spindle formation in sporogenous and vegetative tissues as Němec at first maintained.

As far as the central bodies are concerned they are no more in evidence in those cells in which the spindle is diarch from the beginning of its appearance than in the sporogenous cells where the spindle has a polyarch origin, so that at present the view is

---

[1]) Webber, H. J.: Notes on the fecundation of Zamia and the pollentube apparatus of Ginkgo. (Bot. Gaz. Vol. XXIV. 1897. p. 232.) Spermatogenesis and fecundation of Zamia. l. c. p. 77.

[2]) Strasburger, E.: Hist. Beitr. VI p. 185, 1900.

[3]) Hirase: Jour. Coll. Sci. Imp. Univ. Vol. XII p. 103.

[4]) Ikeno: Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32 p. 571.

[5]) Belajeff, W.: Über die Centrosome in den spermatogenen Zellen. (Ber. d. Deut. bot. Ges. Bd. XVIII. p. 199.)

[6]) Rosen, F.: Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. (Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. VII. 1895. p. 225.)

[7]) Němec, B.: Über die Ausbildung der achromatischen Kernteilungsfigur im vegetativen und Fortpflanzungsgewebe der höheren Pflanzen. (Bot. Ctblt. LXXIV. 1898. p. 1.) Zur Physiologie der Kern- und Zellteilung. (Bot. Ctblt. LXXVII. 1899. p. 241.) Über die karyokinetische Kernteilung in der Wurzelspitze von Allium cepa. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIII. 1899. p. 313.)

[8]) Strasburger, E.: Hist. Beitr. VI p. 118, 1900.

held quite generally amongst botanists that in the vascular cryptogams and in the Phanerogams the karyokinetic spindle develops without the participation of a centrosome.

It should be mentioned that Guignard,[1]) who more than anyone else has busied himself with the question of the existence of centrosomes in the higher plants, has sought to bring his earlier statements into harmony with the discovery of the multipolar stage in spindle-development by the assumption of multiple centers. In so doing, however, he dispensed with one of the most important characteristics of the centrosomes as they are known in the animal cells: that is, their constant bipartition and the immediate establishment of a bipolarity of the cell as soon as the daughter centers separate.

According to the present most fully developed conception concerning the processes of division in the higher plants, that is, according to the „kinoplasm" theory as advanced by Strasburger and his pupils, we have in the cytoplasmic fibers or rays units which in coordination with one another go through the various movements and transpositions necessary to produce the bipolar spindle. At no time during the whole process do structures appear which could be compared with centrosomes. Not only is nothing to be seen of a central body, but the assumption of its invisible presence is entirely superfluous. The fibers considered as co-ordinated units give just as satisfactory an account of the processes observed in spindle formation as can be given by assuming the presence of a minute granule which in some mysterious manner controls the activities of the fibers.

The question still remains as to how on the kinoplasm hypothesis the fibers so coordinate their activities as to constantly produce a bipolar organisation and consequent bipartition of the mother cell, and further, as to how the process of division with the presence of a central body, whatever its function, as found in the algae and fungi has passed over into the type of division without a central body as found in the higher plants. From this standpoint I have undertaken the studies on nuclear and cell division in *Isoetes* described below.

Leare a wider space between these two paragraphs. The material for this work was collected at Devils Lake, Wisconsin, where *Isoetes lacustris* grows abundantly, putting forth new leaves from the beginning of spring till late in the fall. Of the various fixing fluids in common use, Flemming's stronger chrom-osmium-acetic mixture gave the best results. The material was imbedded and sectioned in the usual way. The sections were stained for the greater part either with Flemming's triple stain or with Heidenhain's iron haematoxylin.

Leaves which have reached a length of about 5 mm show a large number of nuclear and cell divisions and even a hasty survey

---

[1]) Guignard, L.: Les centrosomes chez les végétaux. (Compt. Rend. TCXXV. 1897. p. 1148.) Les centres cinétiques chez les végétaux. (Ann. d. Sci. Nat. Bot. 8e Sér. TVI. 1897. p. 177.)

of the preparations suffices to show that the cell contents here present relations which are of the greatest interest with reference to the question of the organisation of the cell. Usually the cells of these young leaves contain starch, frequently in considerable abundance, and one is at once struck by the fact that the starch grains are collected in masses of which there are apparently without exception either one or two in a cell. In preparations treated with the triple stain these starch masses on account of the deep blue of the starch grains present a striking appearance. Equally conspicuous is the fact that the starch masses bear in every case a definite relation to the nucleus and that in resting cells there is without exception only one starch mass present which lies closely pressed against the side of the nucleus, while in the later stages of division there are just as regularly two masses present which in this case are invariably placed at the poles of the spindle and later in polar depressions of the young daughter nuclei. All this is to be observed, as it were, at a glance.

More detailed study shows that the starch-grains lie in a clear space which is surrounded by a more or less distinct boundary. Frequently it appears as though a well defined membrane surrounded the mass of starch grains, a membrane of varying thickness, or, possibly, a membrane of uniform thickness which appears thicker in places because of the irregular deposition of fine particles upon its surface. In general the walls bounding the starch masses appear thicker than those of ordinary vacuoles, in other cases, however, it is almost impossible to distinguish a definite bounding layer. But even in these cases the starch containing area stands out from the rest of the cytoplasm owing to the abrupt ending of the lamellae or strands of the cytoplasm at the surface of this areas. Frequently, too, if much starch is present, the outlines of the enveloping layer are clearly indicated by the position of the outermost grains since the group of crowded starch grains closely follows the contours of the envelop which holds them together. (Fig. 2.)

If the contents of these starch bodies is examined more closely, it appears that, in many cases at least, it does not consist entirely of starch grains but that in addition to these there are strands (which stain blue-black with the triple stain) of varying thickness extending between the starch grains and between these and the periphery of the body. There also appear to be small granules taking the red stain scattered between the starch grains, they cannot, however, be distinguished with certainty from minute starch grains in preparations stained with the triple stain. The presence of small granules other than starch can, however, be easily demonstrated in iron-haematoxylin-preparations. In these the starch grains are almost colorless, but the other granules take a deep black stain so that they stand out sharply in the otherwise clear space.

These starch-containing bodies appear in varying forms and it is noticeable at once that their starch content fluctuates. This

has its explanantion partly in the fact that different leaves vary in the amount of starch they carry, and furthermore, that the starch is not uniformly distributed throughout a whole leaf. Not rarely there are cells which contain no starch at all, but in them this peculiar body is none the less present. It is merely not so conspicuous as when it contains deeply staining starch grains. While these variations in the starch content of different leaves make difficult a final judgment as to whether the amount of starch in any particular cell varies with its condition of development, it seems none the less as if the starch content of the individual cells undergoes periodical changes parallel with the karyokinetic cycle.

More important than the variations in the amount of starch contained in these structures are the changes in shape and in position which they undergo and which upon closer examination are seen to be in intimate relation with the processes of nuclear division. As was stated above, there are invariably either one or two of these structures in a cell, and examination shows that whether one or two are present depends upon the condition of the cell with respect to division.

Immediately after cell division, each daughter cell invariably contains a single starch mass, and this condition continues also in the completely reconstructed and so-called „resting" cell. In such cells the starch-body lies close to one side of the nucleus, in most cases presses into it so that the nucleus is deeply indented. (Fig. 1.) The shape of the starch body varies considerably. Frequently it is fairly well rounded, but at other times is more elongated as in Fig. 1, here it is seen extending out from the polar depression in the nucleus, bending to one side and running along closely pressed to the nucleus for some distance. By focusing deeper down into the section it can be seen that the starch body also extends beyond the polar depression of the nucleus on its under side, spreading out somewhat into the cytoplasm. In this figure, as always, the polar indentation in the nucleus is on the side opposite the newly formed cell wall.

In the young leaves of *Isoetes* cell divisions follow rapidly one upon the other so that there is some difficulty in deciding whether a cell is in a perfectly „resting" condition or whether the prophases of the next division are already in progress. The most characteristic indication of an approaching cell division is that the single starch body of the „resting" cell divides into two. Stages showing the division of this body are sharply marked and not difficult to find. The body elongates and at the same time it constricts in its middle portion until finally it separates into two. While this is going on the starch body maintains its close contact with the nucleus. In fact it is so pressed into the nucleus that a furrow is formed in the surface of the latter through which the separating halves of the starch body draw apart, at the same time the nucleus is also elongated in the direction of the separation of the daughter starch bodies. (Fig. 2.) The chromatin at this stage

is still finely distributed through the nuclear cavity, at the edges of the furrow, however, the granules are more closely crowded than elsewhere in the nucleus, a distribution such as would result from the local indentation of a plastic vesicle which contains uniformly distributed particles.

The starch body does not always press deeply into the resting nucleus, sometimes it merely lies closely against it without indenting it, and in these cases when the starch body divides the two separating halves merely move along the surface of the nucleus. These cases are rarer, however, than those in which the nucleus is furrowed by the separating daughter starch bodies.

After the starch body has completely divided into two, the halves withdraw from each other until they lie at opposite poles of the elongated nucleus, close against its membrane, at the same time they change their shape or their position so that their long axes now are at right angles to that of the nucleus (figs. 2 & 3). Frequently at this stage the cytoplasm between the starch bodies and the plasma membrane is more vacuolated and clearer than elsewhere in the cell. At about this time the first indications of an approaching division become apparent in the nucleus itself, the chromatin begins to collect into larger aggregations. Frequently a more or less diagonal furrow which was formed by the starch body pressing into the nucleus in the earlier stages is still to be seen at this stage. (Fig. 3.) Up to this time the chromatin appears in the finely divided condition characteristic of resting nuclei and it is plain that we have in these cells a long series of visible changes preparatory to cell division before the appearance of the chromatin gives any indication of the beginning of the prophases; neither are there any fibers or rays visible in the cytoplasm up to this time.

As the chromatin passes into the spirem stage[1]), the polar structures leave the nuclear membrane, moving further apart from each other in opposite directions until frequently they lie close to the plasma-membrane. As they do so they become still more flattened and irregular in outline. This irregularity of outline is worthy of note for it is a further indication that the polar structure is not a vacuole whose form is determined by surface tension. As the polar structures move away from the nucleus, the cytoplasm between them and the plasma membrane assumes a denser appearance; if the amount of cytoplasm here present is small it has this denser appearance throughout its extent. It almost looks as if the polar structures in moving away from the nucleus had pushed the cytoplasm ahead of them and thus crowded its elements

---

[1]) The formation of a continuous spirem has been questioned in recent years. See Grégoire and Wygaerts who worked on Trillium. La Cellule (T. XXI. p. 5, 1904, and J. Kowalski who worked on salamander larvae in Grégoire's laboratory. La Cellule (T. XXI. p. 349.) In the young leaf-cells of Isoetes a continuous spirem seems to be formed. I have not, however, devoted any special attention to determine whether possibly there are breaks in the apparently continuous spirem.

closer together. These conditions are still more clearly shown in cells in which a more considerable space remains between the polar structures and the plasma membrane as frequently happens in cells which are elongated more than usual. In these cases the cytoplasm next to the outer boundary of the polar structures appears as a dense almost finely granular mass, further outwards towards the plasma membrane its structure becomes looser. Not rarely this denser part of the cytoplasm is fairly sharply bounded, resting on the polar structure like a more or less crescent shaped mass. The strands or lamellae of the less dense adjacent cytoplasm extend out from this denser mass to the cell periphery in a more or less radial arrangement. The appearances just described are especially well brought out in preparations stained in iron-haematoxylin. The dense cytoplasmic mass stains more intensely than the surrounding cytoplasm and strongly suggests on archoplasmic region such as has been figured for various animal cells.[1])

When the polar structures have reached their definitive positions or even as they were moving away from the nucleus, the spindle fibers begin to appear, and it is to be observed that without exception they extend between the polar structures and the adjacent surface of the nucleus. In the earlier stages of spindle formation the fibers present the appearance of a tangled network. Whether the fibers actually branch and anastomose or whether the appearance is merely due to an intertwining of sinuous but unbranched fibers may be left undecided for the present. While the spindle-fibers are developing the nucleus changes its shape. It expands laterally and at the same time shortens in the direction of its former long axis so that finally its long axis is perpendicular to that of the cell. The nucleus no longer has the smooth, regular, ellipsoidal outline it possessed in the earlier stages but shows a shallow indentation at the places where the spindle fibers come in contact with it. The appearance strongly suggests a pressing in of the nuclear membrane on the part of the spindle fibers. Whether such is actually the case I have not determined.

Simultaneously with these changes in the shape of the nucleus its membrane begins to disappear. The stages in the disappearance of the membrane are not easily followed since the nuclear membrane is never very conspicuous in these cells. However, to all appearances it seems evident that the membrane first disappears at the points where the spindle fibers come in contact with it. (Fig. 4) The chromosomes at this time lie, more or less wound about each other, fairly uniformly distributed through the nuclear space.

The spindle fibers begin to stand out more sharply now, assume a straighter course, and approach each other more closely at their distal ends until finally an exceedingly sharp pointed spindle

[1]) Hermann, F.: Beiträge zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII p. 569. See figs. 3.5. etc. Pl. XXXI.)

results, the ends being drawn out as it were to needle points. The polar starch-bodies round up more and more so that by the time the chromosomes are arranged on the equatorial plate they have once more a more or less irregular spherical shape. The sharp spindle poles press into these irregularly spherical polar structures producing an appearance not unlike that obtained when a pointed body presses into a mass of stiff dough. (Fig. 5.) We are here dealing with an actual indentation of the surface of the rounded polar structure and not with an appearance such as is sometimes met with in the astrospheres of animal cells. Here namely, if the spindle-ends extend into the astrosphere a part of the sphere is replaced by them though a superficial observation might give the impression that here too the spindle indents the sphere. This is especially true of those cases in which there are differences in the staining reactions of sphere-rays and spindle fibers, or where the spindle fibers are closely packed and distinctly fibrous while the sphere has more of a granular appearance. It requires but a glance, however, to show that in these cases the appearance is due to the absence of a sector of the astral rays and their replacement by the spindle fibers, and not to an indentation of the surface of the sphere.

The completed spindle of the young leaf-cells of *Isoetes* is made up of numerous fibers. They are delicate, unusually clean cut, and closely packed; the result is a spindle of sharp outline which stands out in strong contrast to the pale cytoplasm surrounding it. In fact, the surrounding cytoplasam at this stage seems to consist of little but watery cell-sap; the strands or lamellae of its more solid constituents are delicate and widely separated. The relation between the spindle and the surrounding cytoplasm is only imperfectly represented in Fig. 5, the spindle should be considerably darker in comparison to the surrounding cytoplasm. It is to be noted that there is a definitely fixed relation between the position of the polar structures and the axis of the spindle. Without exception the spindle lies so that its ends press into approximately the middle of the polar structures. This invariable relation stands out with especial clearness when, as is not seldom the case, the polar structures lie at diagonally opposite corners of the cell. In these cases the spindle also lies diagonally so that here as always its ends indent the approximate centers of the polar structures. Occasionally it happens that the spindle figure lies far over at one side of an unusually broad cell with the spindle axis parallel to the side of the cell, and in these cases the polar structures also show the same degree of displacement towards the side of the cell. In this connection Strasburger's conception[1]) of the anchoring of the spindle figure in those cases in which its poles do not reach to the plasma membrane comes to mind. He assumes that the dense trophoplasmic layer which frequently surrounds the spindle figure in these cases and into which the spindle-poles extend

[1]) Hist. Beitr. VI p. 152.

represents a provision for the anchoring of the spindle. If such is the case, it is not impossible that the polar structures of *Isoetes* exercise a similar function in the later stages of nuclear division. But it is to be noted that the cells here for the most part are not especially long in proportion to the size of the spindle, so that in most cases the spindles might easily reach from one wall to the other.

The passage of the chromosomes from the equatorial plate to the poles seems to progress more slowly in the young leaf-cells of *Isoetes* than it does in many other cases so that a large number of intermediate stages between early and late anaphases are met with.

The spindle-poles persist till a late stage so that when the chromosomes are closely packed together in the diaster, and it seems as if the new daughter nuclear membrane were about to appear, the two spindle poles are still sharply defined. They are no longer composed of fine clean-cut fibers, but show a finely granular structure, and appear almost homogeneous. They also have changed in their staining qualities. At the equatorial plate stage the spindle stains blue (with the triple stain) now, howewer, its remaining ends take a yellow to a reddish color. The shape of the spindle ends has also changed as a comparison of figs. 5 and 6 shows.

Sharply defined spindle-poles in the later stages of nuclear division are not common in plant cells. Rosen[1]) figures one case for *Psilotum* and Osterhout[2]) does the same for *Equisetum;* in *Fuligo*[3]) they seem to be of regular occurrence. Also in the pollen-mother cells of *Nymphaea*, the spindle-poles remain intact for a longer time[4]) but instead of their sides including a wider and wider angle as division progresses as in the case in *Isoetes* the remaining spindle ends become thinner and thinner. In animal cells it is not so rare to find the spindle ends persisting through the later anaphases.

As at the time of the equatorial plate stage, the spindle-poles continue during the anaphases to press into the polar structures. These have changed little, possibly they have become slightly flattened in the direction perpendicular to the spindle axis. Occasionally a starch grain lies exactly at one or at both of the sharply pointed spindle-poles, this, however, to all appearances is not at all a constant occurrence. As the chromosomes go back to the poles well developed connecting fibers appear between the chromosome groups, later they are seen to extend also to the sides of the chromosomes, ending at the polar structures. They are delicate, sharply defined fibers which stain blue in the triple stain. In the equatorial region they are crowded together in groups and more or less wound about each other while nearer the chromosomes

---

[1]) Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. (Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. VII. Taf. IV fig. 4.)

[2]) Jahrb. wiss. Bot. Bd. XXX, Taf. II, Fig. 18.

[3]) Harper, R. A.: Cell and nuclear division in Fuligo varians. (Bot. Gaz. Vol. XXX. 1900. p 217.)

[4]) See Strasburger: Hist. Beitr. VI. Pl. IV, figs. 170 and 171.

they are more evenly distributed, as a result the figure appears lighter in the middle than at the ends. The cell from which figure 6 is taken shows in addition to this a narrow light streak across the equatorial region of the connecting fibers which is not reproduced in the figure. Whether this light streak is a regular occurrence in connection with cell-plate-formation and what its relation is to Timberlake's[1] „orange zone" I have not determined.

When the chromosomes have about reached the poles and are crowding closer and closer together they accupy a space which in section is approximately kidney shaped, the concave side facing the pole. Soon the new nuclear membrane appears, the daughter nuclei steadily increasing in size during this period. The chromatin for a time appears to be arranged in a more or less spiral fashion, the irregular contours of the strands indicate that it is in process of being distributed through the nuclear cavity. (Fig. 7.) The nucleoles also make their appearance at this stage. The first indication of their presence is the appearance of from one to several faintly staining masses lying between the material of the chromosomes. At first the boundaries of these masses are indistinct gradually passing over into the clear nuclear sap, later however, they become more and more definite, and at the same time the affinity of the material of the masses for stains increases until finally completely formed nucleoles are present.

During these changes in the daughter nuclei the polar structures have considerably increased in size. Frequently at this time the starch contained in them stains with especial intensity so that the whole cell with its violet chromatin, blue gray connecting fibers, and deep blue starch grains presents a striking appearance.

As was previously mentioned the content of any particular starch body seems to fluctuate with the stages of cell-division, but it is difficult to decide with certainty whether there is more starch in a cell at any particular stage of mitosis than at another because of the great individual variations between cells in regard to their starch content. The indications are, however, that the starch decreases in amount during the prophases and that that which is present comes to stain less intensely. This condition continues until into the telophases when the starch grains again appear to become more numerous, and also to take a deeper stain. That such a periodic fluctuation in the starch content of the polar structures actually exists is made probable by the fact that in examining a large number of preparations it is only here and there that a cell appears which shows abundant starch in the anaphases or in the late prophases at the same time one frequently finds cells in the telophases whose polar structures are closely packed with starch. This observation would be fairly convincing as to a consumption of starch during spindle formation, possibly also during the time that the chromosomes are passing to the poles, and its

[1]) Timberlake. H. G: The development and function of the cell plate in higher plants. (Bot. Gaz. Vol. XXX. 1900. p. 97.)

accummulation in the intervals between successive divisions if it were not for the fact that here and there a cell is found which is well supplied with starch in the late prophases or anaphases. It is possible that such cells possessed a superabundance of starch so that although a part was used during mitosis a large amount still remained, but as far as my observations go at present nothing can be said about this with certainty.

It should be mentioned, too, that now and then one or several starch grains are found lying outside of the polar structures in the cytoplasm. These are isolated cases and seem to have no particular significance.

The kidney shape assumed by the daughter nuclei at the time of their formation persists for a considerable period. Frequently it is still present when the new nuclear membrane has been completely formed and the chromatin quite uniformly distributed through the nuclear space. As is well known, the nuclei of animal cells frequently show during the telophases and even later a marked indentation on their polar side; in this indentation or just opposite it the central body lies. This relation is duplicated in the cells of the young leaves of *Isoetes* only that in this case the position of the central bodies is occupied by the polar starch masses. Usually they lie closely pressed to the nucleus completely filling its indentation. The cell represented in figure 7 has the upper polar structure developed just as well as the lower only the greater part of it lies in the next section.

Cell division takes place according to the method characteristic of the higher plants. A well developed spindle is formed, which, as it spreads out more and more laterally, is distinctly fibrous only at the periphery, its interior already shows the structure which the cytoplasm of the so-called „resting" cell presents. The polar structures which till now had the shape of a more or less flattened and irregular sphere become more elongated and frequently press deeply into the nucleus. The nucleus has been increasing in size all this time and the indentation in it may be due either to its growing up around the polar structure, or to an active pressing into it on the part of the polar structure. With this the cell has passed once more into the typical resting condition. Before entering into a discussion of the more general bearings of the observations just described upon the problems of nuclear and cell-division it will be well to see to what extent structures similar to the polar structures of *Isoetes* occur in other plants.

As early as 1839 Von Mohl[1]) described for the spore-mother-cells of *Anthoceros* a green colored, starch-containing body (chromatophore) lying at one side of the nucleus. This chromatophore divides in the middle, and then each half again divides so that there are four of them placed about the nucleus at about

[1]) Von Mohl, H: Über die Entwickelung der Sporen von Anthoceros laevis. (Verm. Schrftn. p. 84.)

equal distances from each other. Nägeli[1]) in 1844 confirmed these observations. Both Von Mohl and Nägeli show fibers in their figures which represent spindle or connecting-fibers, neither of them, howewer, recognized their significance for nuclear or cell division. Strasburger,[2]) in 1880, for the first time described nuclear division in the spore-mother-cells of *Anthoceros* and he ascertained that the first karyokinetic figure is so oriented that each of the spindle-poles lies midway between two chromatophores, nuclear division not commencing until the chromatophore has divided twice in succession and the four daughter chromatophores have taken their position about the nucleus. He does not directly describe the position of the spindles of the second division but judging from his statements regarding the positions of the four tertiary nuclei it is to be concluded that the poles of the second spindles are directed each upon one of the four chromatophores. As far as the chromatophores themselves are concerned Strasburger's observation confirm the earlier accounts of Von Mohl and Nägeli. Strasburger also describes the connecting fibers in the spore-mother-cells of *Anthoceros* as extending between the chloroplasts, not between the nuclei, and points out that this is an exceptional occurrence. Davis[3]) in 1899 published a paper on the spore-mother-cells of *Anthoceros* in which, however, he does not materially extend the observations of the earlier workers as far as the chromatophores are concerned, neither does he mention having observed any relation between the position of the spindle and the position of the chromatophores. Van Hook[4]) also made some observations on cell division in *Anthoceros* He gives an interesting figure[5]) of a cell-plate stage showing numerous connecting fibers passing around the relatively small nucleus on all sides and centered upon the chloroplasts. Van Hook does not enter into a description of spindle formation and nuclear division.

The macrospore mother cells of various *Isoetes* species show conditions which resemble those in the spore mother cells of *Anthoceros*. Tschistiakoff,[6]) and Strasburger[7]) were the first to call attention to the structure of these cells and they were later more fully investigated by Fitting.[8]) Fitting found a dark mass consisting of starch grains and coarsely granular plasm lying against one side of the still undivided nucleus of the macrospore-

---

[1]) Nägeli, C.: Zellkerne, Zellbildung und Zellwachstum bei den Pflanzen. (Ztschft. f. wiss. Bot. Bd. I. 1844. p 49.)

[2]) Strasburger, E: Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. Jena 1880.

[3]) Davis, B. M: The spore mother cell of Anthoceros. (Bot. Gaz. Vol. XXVIII. 1899. p. 89.)

[4]) Van Hook, J. M.: Notes on the division of the cell and nucleus in liverworts. (Bot. Gaz. Vol. XXX. 1900. p. 394.)

[5]) l. c. Pl. XXIII. Fig. 13.

[6]) Tschistiakoff. J.: Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Bot. Ztg. Bd. 33. 1875. p. 1.)

[7]) l. c.

[8]) Fitting. H.: Bau- und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von Isoetes und Selaginella und ihre Bedeutung usw. (Bot. Ztg. Bd. 58. 1900. p. 107.)

mother-cell. Rays which extend almost to the cell periphery center upon this mass which elongates and finally constricts in the middle. The daughter masses separate from each other until they lie almost at the foci of the ellipsoidal mother cell. Arrived here they once more elongate, this time in two planes at right angles to each other and to the plane of the first elongation. Constriction in the middle again follows this elongation so that the mother cell now contains four such masses arranged in the form of a tetrahedron about the nucleus and surrounded on all sides by protoplasmic rays. Now the nucleus begins to divide. Although Fitting's material did not suffice for a detailed study of mitosis, he made the important observation that the poles of the first spindle lie respectively in the middle between two of the starch masses, apparently between two sister masses. The spindles of the second division are perpendicular to each other, the poles lie close beside one each of the four starch masses but they never end directly in a starch mass, always lying a little to one side of them and entirely free in the cytoplasm. Fitting also briefly indicates the theoretical interest of the described observations without going further, however, than to point out that in certain cases even amongst the Archegoniates cell division may be initiated by a division of the cytoplasm and the included reserve materials; and that the conditons as they are found in the macrospore-mother-cells of *Isoetes* deserve to be taken into account by the students of cell-mechanics. Fitting worked with preference on living material, which has its undeniable advantage, at the same time it is to be hoped that microtome sections prepared after successful fixation (which here meets with considerable difficulties) will show an abundance of additional important details.

The behavior of the chloroplasts in *Coleochaete* is also of interest. According to Oltmanns[1]) there is a single chloroplast lying at the basal end of the unfertilized oosphere. After the entrance of the male cell (which does not contain a chloroplast) the chloroplast divides, the halves taking position at opposite sides of the fusing sex nuclei. The division of the chloroplast is twice repeated so that finally there are eight of them in the oospore. Now nuclear division begins; usually there are three successive divisions of the nucleus resulting in the formation of eight nuclei. Cell division follows, producing eight carpospores, each of which contains one nucleus and one chloroplast. Aside from the fact that cell division occurs so that finally each carpospore contains one chloroplast there are no statements as to the relations between the chloroplasts and the karyokinetic figures. In his figure 7 Oltmanns shows two cells, apparently belonging to an antheridial branch, whose nuclei are in the equatorial plate stage. A chloroplast lies opposite each spindle pole; however, from this fact alone it is not possible to conclude much regarding the relations

[1]) Oltmanns, Fr.: Die Entwickelung der Sexualorgane bei Coleochaete pulvinata. (Flora Bd. 85. 1898. p. 1.)

between the chloroplasts and spindles for the cells are long and narrow so that the chloroplasts must necessarily occupy this position if each daughter cell is to receive one of them.

The chloroplasts of the epidermal assimilatory cells of the foliage leaves of *Selaginella* investigated by Haberlandt[1]) are also of interest in this connection. These cells usually have a single, large, bowl-shaped chloroplast placed at one end of the cell with its concavity in which the nucleus lies turned towards the interior of the cell. Unfortunately there are no data concerning the behavior of this chloroplast during cell division.

An observation of Rosen's[2]) on the root cap cells of *Oleandra nodosa* should also be mentioned here. He found in these cells two more or less kidney shaped bodies lying close to the nucleus, at opposite sides of it. Rosen regarded these bodies as possibly tannin masses; he gives no information concerning their behavior during nuclear division.

As relatively large bodies in the cytoplasm which undergo definite changes of position during cell division, the polar structures of *Isoetes* call to mind some observations of Conklin's[3]) on the dividing eggs off various gasteropods and ascidians. Conklin finds a differentiated mass, the sphere substance, lying at one side of the nucleus distinguished in color and density from the remaining cytoplasm, and derived from the polar material of preceding divisions. For a few cleavages this mass divides into two and the halves migrate to the spindle poles so that they are distributed to the daughter cells. In later cleavages, however, these masses in the cytoplasm do not divide as the cell divides and some of the daughter cells receive the entire mass while others receive none. In this way a visible differentiation of the cells in the early cleavage stages is brought about, a differentiation which is associated with the later differentiation of tissues in the embryo. It seems that these masses of sphere substance are not definitely bounded cell organs, but merely aggregations of material of different composition than the remainder of the cytoplasm.

Finally, the elaioplasts should perhaps be mentioned. The elaïoplasts are cell-organs presumptively concerned with the production of oily substances and according to Zimmermann[4]) are of wide spread occurrence in the plant kingdom. Usually, although there are exceptions, there is a single elaioplast in a cell, lying

---

[1]) Haberlandt: Die Chlorophyllkörper der Selaginellen. (Flora. 1888. p. 291.) Über die Plasmahaut der Chloroplasten in den Assimilationszellen von Selaginella Martensii Spring. (Ber. d. Deut. bot. Ges. Bd. XXIII. 1905. p. 441.)

[2]) Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzelle. (Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. VII. Pl. III. Fig. 18.)

[3]) Conklin, E.: Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization, and cleavage of Crepidula and other gasteropoda. (Jour. Acad. Nat. Sci. of Phila. 2nd. Ser. Vol. 12. Pt. I. 1902.) The origin and cell-lineage of the Ascidian egg. (Ibid. Vol. 13. Pt. I. 1905.)

[4]) Zimmermann, A.: Über die Elaioplasten. (Beitr. z. Morph. u. Physiol. d. Pflanzenzelle. 1893. p. 185.) Elaioplasten, Elaiosphaeren und verwandte Körper. (Beihefte z. bot. Ztblt. Bd. 4. 1894. p. 165.)

closely against the nucleus, in some cases at one end of the somewhat elongated nucleus. Frequently the elaioplast lies so close to the nucleus as to deform it. There are few data relative to the behavior of the elaioplasts during nuclear division. According to Raciborski[1]) they play no part whatever in it; he also maintains that they are formed de novo in the cytoplasm.

I may note in this connection a polar organization during synapsis which I have observed in two other of the higher Pteridophytes and which requires further study. If spore-mother-cells of *Equisetum hyemale* are examined during the synapsis stages it is seen that a more or less sharply bounded mass lies in the cytoplasm at one side of the eccentrically placed nucleus. This mass consists of numerous closely packed granules, largely starch, of varying sizes which frequently show an affinity for orange if stained with the triple stain. Upon this mass well developed cytoplasmic rays are centered (fig. 8) so that the figure has a striking resemblance to an archoplasmic region with radiations proceeding from it, as known for various animal cells.[2]) The spore mother cells of *Equisetum* are usually distinctly elongated at the time of synapsis, the nucleus almost invariably lying at one end of the cell. The chromatin is aggregated at the side of the nucleus nearest the cell wall. Just as regularly the dense aggregation in the cytoplasm lies on the side of the nucleus opposite the synaptic mass. These relations stand out strikingly in cells which, after fixation in osmic acid mixtures, are teased out of the spore sacs and examined whole. The relation is just the reverse of that obtaining between synaptic mass and centrosome in animal cells. Here, as has been frequently figured,[3]) the chromatin is aggregated on the side of the nucleus next to the centrosome.

I have observed a similar definite orientation of the synaptic mass in the spore mother cells of *Marsilia quadrifolia*. These cells also show a more or less sharply defined dense mass in the cytoplasm at one side of the nucleus consisting largely of small starch grains, and here the chromatin is regularly aggregated on the side of the nucleus adjacent to the mass of starch grains. (Fig. 9.) I have not worked out in detail the further history of these accumulations in either *Equisetum* or *Marsilia* and am not in a position to say whether they are related to each other or what their relation is, if any, to the polar structures of *Isoetes*.

But it is not only in these more or less isolated cases that we have evidence of a polar organisation of the higher plant cells. All the higher plants during at least one stage of their life history show such an organisation of their cells before any

---

[1]) Raciborski, M.: Über die Entwickelungsgeschichte der Elaioplasten bei Liliaceen. (Bull. inter. d. l'acad. d. Sci. de. Cracovie. 1893. p. 259.)

[2]) Hermann: Arch. mikr. Anat. Bd. XXXVII. Pl. XXXI.

[3]) See for example Farmer, J. B. and Moore, J. E. S. The maiotic phase in animals and plants. (Quart. Jour. Micros. Sci. Vol. 48. Pl. XL Fig. 72) and Schreiner, A. und K. E. Über die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. (Arch. de. Biol. T. XXI. Figs. 52, 71, 170 etc.)

indications of spindle formation are present, that is, during synapsis. During synapsis the chromatin collects at one side of the nucleus and thus for the time being brings about a visible polar organization of the cell. In animal cells the chromatin aggregates on the side of the nucleus next to the central body; according to Harper the same is also true of *Phyllactinia.*[1]) For the higher plants no explanation has as yet been offered as to what determines at which side of the nucleus the chromatin shall aggregate. That the position of the synaptic mass is not determined by gravity is seen at once by examining any spore sac whose spore-mother-cells are in synapsis.

The fact that a conspicuous polar organization of the cells of higher plants appears at or about at the time of synapsis, at a time when the plant is returning to a one celled condition, suggests that this may be a striking back to an ancestral condition.

Further evidence must be had as to whether the bodies in the cytoplasm described in any of the cases just mentioned bear any such definite and constant relation to the formation and position of the spindle as do the polar structures in the vegetative cells of *Isoetes.* The conditions described for *Equisetum* and *Marsilia* during synapsis suggest the existence of a definite polar organization in the cells of these plants, and Strasburger's observations on *Anthoceros* and Fitting's on the macrospore-mother-cells of *Isoetes* point to a similar condition in these cases also. It is highly desirable that a re-investigation of the spore-mother cells as well as the vegetative cells of *Anthoceros* and likewise of the epidermal assimilatory cells of *Selaginella* be undertaken from this standpoint.

The large chromatophores which are usually found singly in the resting cells in the vascular cryptogams certainly require further investigation. Usually the chromatophore in the higher plants is a structure of relatively small dimensions; the leucoplast may become hugely distended by a storage starch grain but in so doing becomes so thin and so closely pressed against the starch that it is difficult to distinguish it at all. The suspicion arises that possibly the structures found in Selaginella and in the spore mother cells of *Anthoceros* are not chloroplasts at all but that the chloroplasts lie inside of these structures, close about the starch grains. This, however, can only be determined by further investigation. There are undoubtedly points of resemblence between the polar structures of *Isoetes* and the bodies-described as chromatophores in *Anthoceros.* Still, the polar structures of *Isoetes* bear a relation to the karyokinetic figure which has not been described for chromatophores, so that to include these structures under chromatophores would, for the present at least by entirely unmarranted. I have so far called them starch bodies, but this term is not without objections since these structures also appear entirely

[1]) Harper, R. A.: Sexual reproduction and the organization of the nucleus in certain mildews. (Carnegie Inst. Wash. 1905. Pl. IV figs. 43—45.)

free from starch. They may therefore for the present be designated simply as polar structures.

It is perhaps conceivable that these „structures“ are nothing more than a mass of starch grains and dissolved starch transformation-products which without further changes are not easily miscible with the surrounding cytoplasm and hence is separated from it by a surface tension film. i. e. forms a vacuole. To be sure the shape of these structures is not that of an ordinary vacuole. This is especially true during the prophases when the polar structures are markedly flattened and irregular in outline. However, if solution processes take place with varying intensity at various parts of the surface of a vacuole the differences in surface tension brought about by this might result in corresponding changes in form of the vacuole. It is possible further that after the last starch grains had disappeared their immediate transformation products would still be present and accordingly the vacuole which owed its formation to the presence of starch grains could persist even after the last starch grain as such had disappeared. This hypothesis is, however, highly improbable for the polar structures of *Isoetes* also occur in tissues which to all appearances have for long periods contained no starch whatever as for example the vegetative points of young root-tips. Here the cells are entirely free from starch and apparently have not contained any for at least a large number of cell generations; nevertheless all the cells here possess these polar structures.

If an explanation of the bodies in question involved merely the matter of accounting for the accumulation of a number of free starch grains at the spindle-poles one might follow the lines of the kinoplasmic theory and conceive the visible changes taking place in the cell during division as the expression of the coordinated activities of a system of kinoplasmic fibers. It is further assumed that in addition to these more active constituents of the cell other parts are more passive, the so-called „metaplasm“, aggregations of food material, etc. If these are freely movable the may tend to collect at the points of equilibrium, or regions of greater quietude, in the active system, just as for example the sand grains aggregate at the points of rest in a vibrating plate in the production of the familiar Chladni figures. If we assume that the spindle poles in a dividing cell are regions of relative quiet, then the accumulation of passive bodies about those points follows as a matter of course. There are numerous statements scattered through the literature reporting the aggregation of more or less passive bodies in the neighborhood of the spindle poles. Karsten[1]) for example found that in diatoms the chloroplasts tend to collect about the spindle poles; Van Hook[2]) made similar observations for *Marchantia*. The

[1]) Karsten: Die sogenannten „Mikrosporen“ der Planktondiatomeen und ihrer weiteren Entwickelung, beobachtet an Corethron Valdiviae. n. sp. (Ber. d. deut. bot. Ges. Bd. XXII 1904. p. 544. See figs. 2 and 2a Pl. XXIII.)

[2]) Bot. Gaz. Vol. XXX. Pl. XXIII. Fig. 2.

statements regarding the finding of the nucleoles near the spindle poles during nuclear division also belong here. The observation has been made by numerous investigators that the nucleoles, if they persist long enough, frequently come to lie in the neighborhood of the spindle poles. This has sometimes led to a confusion of nucleoles with centrosomes. However, in not a single case known at present does the nucleole invariably take its position at the spindle poles, more or less frequently it lies elsewhere in the cell. This alone suffices to distinguish it from the centrosome. The fact of the frequent occurrence of the nucleoles at the spindle poles remains to be accounted for, however. Fischer[1]) made use of the observation that the nuclear membrane in some cases first disappears at the point nearest the spindle poles to account for the polar position of the nucleoles. He conceived that as the nuclear membrane disappears at the poles the liquid contents of the nucleus escape at these points carrying the nucleoles with them and as a result these come to lie near the spindle poles. While this explanation is sufficient to account for the approximately polar position of the nucleoles it is entirely inadequate to account for the exact and unvarying position of the central bodies at the poles of the spindle to which Fischer also applies this explanation. It is also still an open question whether it is a general rule that the nuclear membrane breaks down first in the polar regions. When the break does take place at these points it seems probable that a tendency to bring the nucleoles near the spindle poles will result, but it is entirely possible that even where there is no such outstreaming of nuclear contents towards the poles the nucleoles may nevertheless frequently lie near the spindle poles. The same factors which bring about the aggregation of chloroplasts, etc. in the neighborhood of the spindle poles may also be responsible for the position of the nucleoles.

Considerations like the preceding are, however, inadequate to account for the position and behavior of the polar structures of *Isoetes*. In them we are not dealing with the aggregation of free starch grains but with a body which at every stage occupies a specific position in the cell. It divides and its halves migrate along definite lines and come to lie exactly at the poles of the spindle, behaving in all these respects as does the centrosome. The so-called „dynamic“ theory of nuclear and cell division also does not account for the behavior of the polar structures of *Isoetes*. According to the dynamic theory there are especial structures or, perhaps, only especial regions at the spindle poles from which an attraction proceeds, an attraction which at times at least extends even to relatively inert bodies in the cell. In this way the accumulation of various cell-constituents at the spindle poles is accounted for. Behind this view lies the conception of magnetic attraction, for this, or a force acting according to similar laws as

[1]) Fischer, A.: Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena 1899 p. 248.

this, is the only attractive force which can be conceived as producing such figures as the dividing cell presents. So far little headway has been made toward a theory of cell-mechanics by the application of our knowledge of magnetic forces. It is a common weakness of the works of Ziegler,[1]) Gallardo,[2]) and Hartog[3]) that they concern themselves almost solely with a single stage of karyokinetic activity i. e. with the completed amphiaster. Success in producing by means of experimental arrangements a model in ironfilings of the same configuration as that shown in some cases by the completed spindle would help little toward an understanding of the formation of such a spindle.

Neither the kinoplasmic nor the dynamic theory is in my opinion adequate to account for the behavior of the polar structures of *Isoetes*. They give no explanation of the perfectly regular division of these structures preparatory to cell division nor for their unvarying position exactly at the poles of the spindles. The facts which have been brought out as to the structure, position, and behavior of these bodies all point to them as selfperpetuating and perhaps permanent organs of the cell, organs which in their behavior during cell division at once suggest the central body as it is known for animals and lower plants. There is of course much difference of opinion regarding the nature of the centrosome, its very existence as a structure of morphological or physiological value is still denied by some.[4]) There is, however, a large amount of apparently unquestionable evidence[5]) which goes to show that in some cases at least the centrosome is an organ of the cell which passes continuously from one cell generation to another, reproducing itself by division. Likewise there is a general consensus of opinion that the centrosome is most intimately connected with spindle formation and cell division.

The polar structures of *Isoetes* are of sufficient size to be readily distinguished at any period in the existence of the cell;

---

[1]) Ziegler: Untersuchungen über die Zellteilung. (Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1895. p. 62.)

[2]) Gallardo, A.: Essai d'interprétation des figures karyokinétiques. (An. Mus. de Buenos Aires T. V. 1896. p. 10.) A propos. des figures karyokinétiques. (Compt. Rend. de Soc. Biol. T. LII. 1900. p. 732.) Les croisements des radiations polaires et l'interprétation dynamique des figures de karyokinèse. (Ibid. T. LIII. 1901. p. 454.)

[3]) Hartog, M.: The dual force of the dividing cell. (Proc. Royal Soc. B. Vol. 76. 1905. p. 549.)

[4]) For evidence against the hypothesis that the centrosomes are permanent cell organs see Morgan, T. H. The production of artificial astrosphaeres. (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. III 1896. p. 339.) The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of Arbacia and of other animals. (Ibid. Bd. VIII. 1899. p. 448.) Wilson, E. B.: Experimental studies on cytology I. A cytological study of artificial parthenogenesis in sea-urchin eggs. (Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XII. 1901. p. 529.)

[5]) See for example Boveri, Th. Zellenstudien. Heft 4. Über die Natur der Centrosomen. 1901.

there is no doubt that they are differentiated structures of the cell which multiply by successive bipartitions. Furthermore the relations of these bodies and their motions to the formation and orientation of the spindle fibers indicate that they are most intimately connected with spindle formation.

Isoetes is somewhere on the border line between pteridophytes and phanerogams and it might possibly be assumed that in *Isoetes* we have a transition from a cell structure with well defined central bodies as found in some algae and fungi to a cell structure apparently without central bodies or anything corresponding to them as found in the spermatophytes. Still, the data we have seem to show that in the pteridophytes aside from the universal presence of blepharoplasts a cell organization essentially similar to that of the spermatophytes prevales. It is to be noted of course that *Isoetes* is not among the direct ancestors of the spermatophytes but stands rather at the head of a more or less independent developmental series, so that the conditions found in its cells may quite possibly be the outcome of another line of development from the lower forms with central bodies than that followed in the development of the spermatophytes. It is always to be further remembered that physiologically and anatomically equivalent structures, apparently may arise independently in widely separated organisms, note for example the similarity in structure and formation of some plant and animal spermatozoids, similar requirements and environmental conditions calling forth similar structures.

In conclusion I wish to heartily thank professor R. A. Harper for the encouragement and aid he has given me in the preparation of this paper.

Explanation of Figures.

The figures were drawn with the aid of the camera lucida.

Figs. 1—7 are taken from cells of young leaves of *Isoetes lacustris* and are magnified 1250 diameters. Fig. 8 is from a spore-mother-cell of *Equisetum hyemale,* magnified 700 diameters. Fig. 9 from a spore-mother-cell of *Marsilia quadrifolia*, mag. 700 diameters.

Fig. 1. „Resting" cell, the nucleus lies close to the last formed cell wall. The starch containing polar structure extends out from the polar depression in the nucleus.

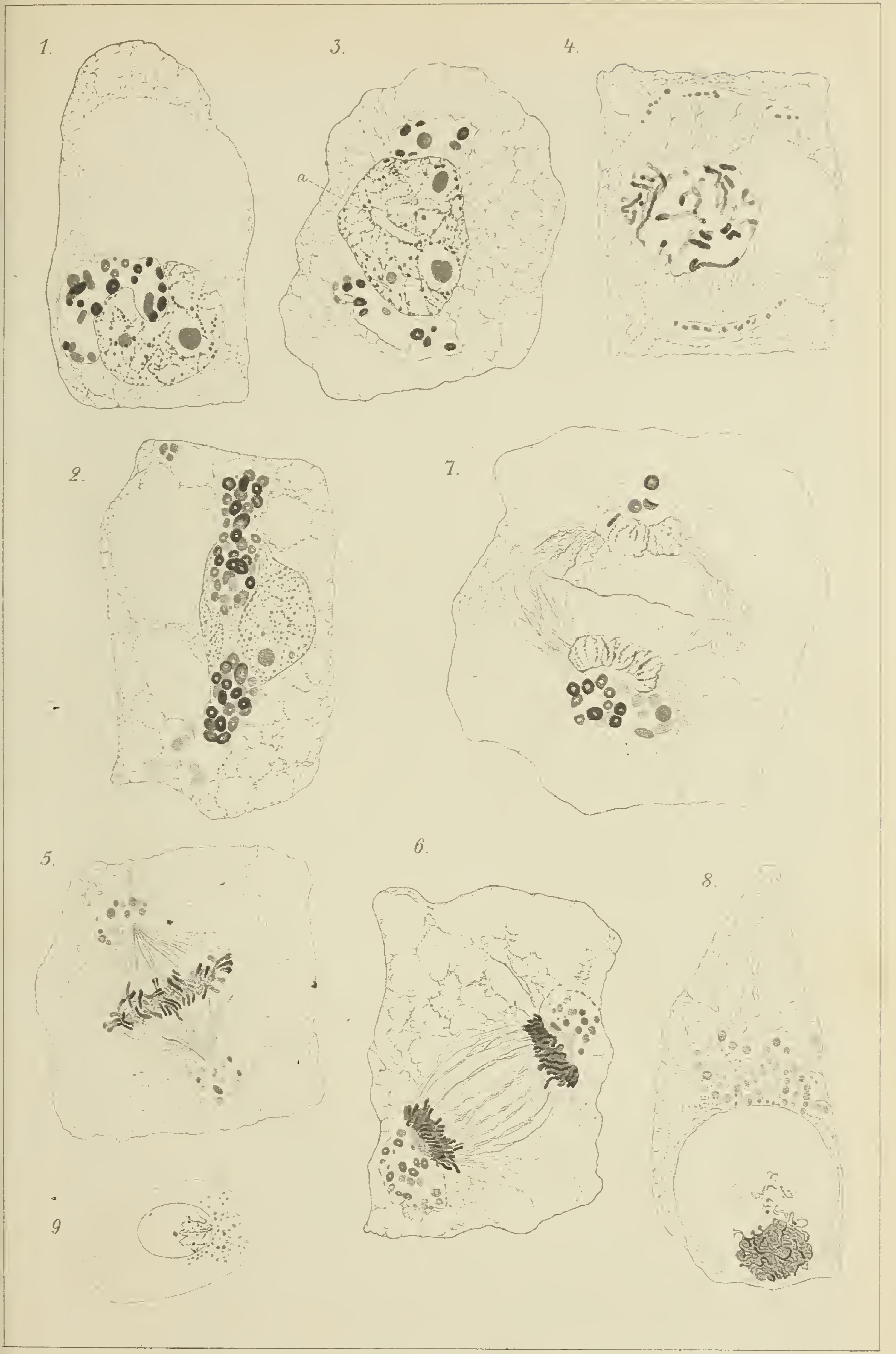
Fig. 2. Division of the polar structure, the separating halves drawing through a depression or furrow in the nucleus.

Fig. 3. The daughter polar structures at opposite sides of the nucleus, closely pressed against it. *a*, section of the still persisting furrow formed in the nucleus by the separating polar structures.

Fig. 4. Polar structures withdrawn from the nucleus, spindle fibers appearing, extending between the polar structures and the nucleus. The nuclear membrane disappearing.

Fig. 5. Completed spindle, equatorial plate stage.

Fig. 6. Late diaster showing well developed connecting fibers; the poles of the spindle still persisting.



W. Marquette del. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

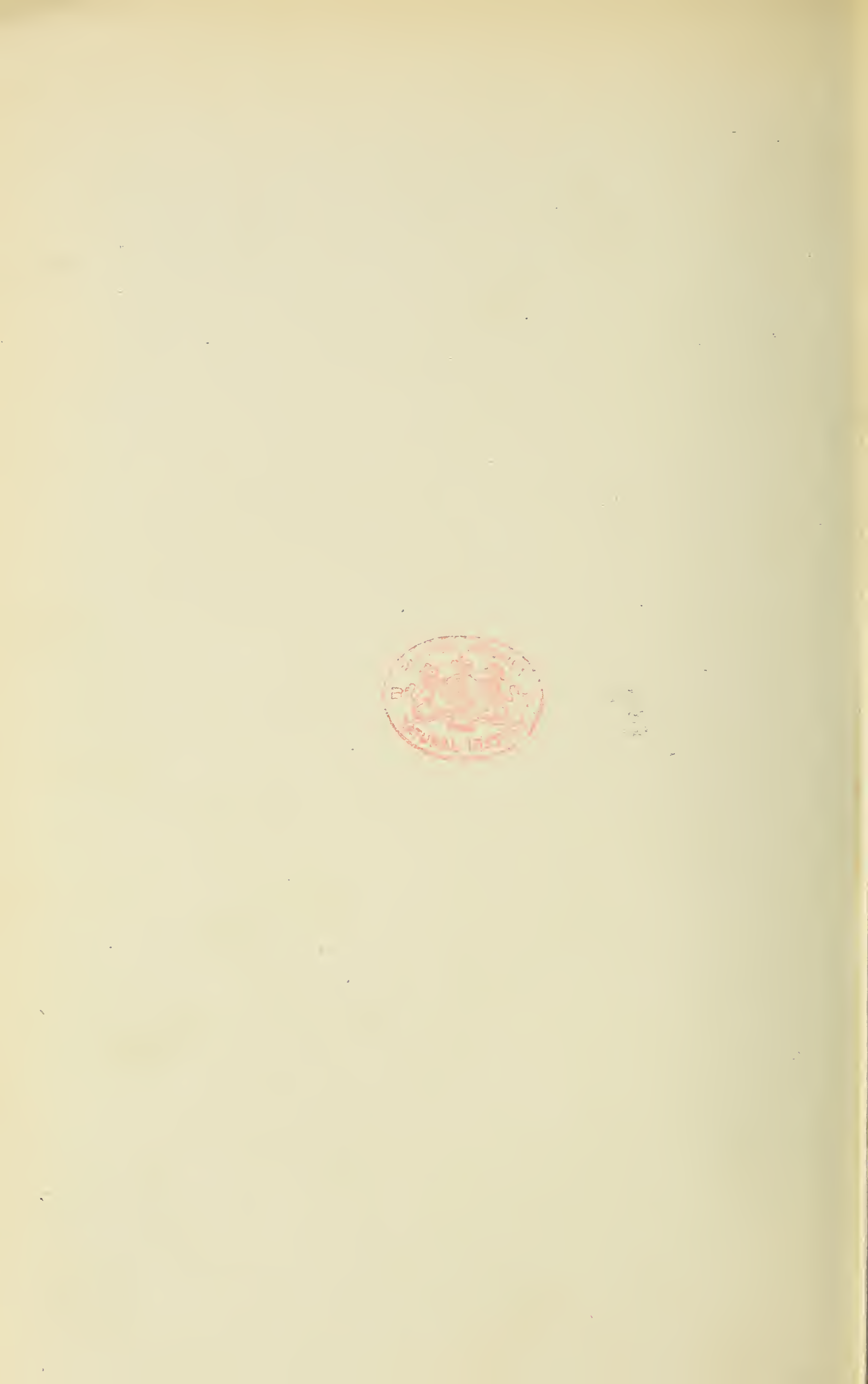


Fig. 7. Reconstructed daughter nuclei with polar depression, nucleoles beginning to appear. The polar structures contain abundant starch, the upper one is as well developed as the lower but most of it lies in the next section.

Fig. 8. Spore-mother-cell of *Equisetum hyemale* in synapsis. A dense aggregation in the cytoplasm lying against the nuclear membrane opposite the synaptic mass, the cytoplasmic fibers are centered upon this granular aggregation.

Fig. 9. Spore-mother-cell of *Marsilia quadrifolia* in synapsis. Here the granular aggregation (largely starch) in the cytoplasm lies against the nuclear membrane next to the synaptic mass.

Über die Beziehungen zwischen Pflanzenchemie und Systematik.[1])

Von

L. Rosenthaler

Straßburg i. E.

Die Systematik der Pflanzen hat während ihrer durch mehrere Jahrhunderte sich hinziehenden Entwicklung ihre Aufgabe in sehr verschiedener Weise aufgefaßt und ausgeübt. Von der lediglich gefühlsmäßigen Anordnung an, welche die Väter der Botanik einhielten, über die Systeme des 17. und 18. Jahrhunderts hinweg, die nur ein Merkmal der Pflanzen zur Einteilung verwenden wollten, ist man zu der durch nichts mehr zu erschütternden Erkenntnis gelangt, daß zur Beurteilung der Frage, welche Stellung eine Pflanze im natürlichen Systeme einzunehmen habe, alle ihre Eigenschaften heranzuziehen seien, ihr Habitus ebensowohl als die Beschaffenheit der Blüte, die anatomische Struktur und die Entwicklungsgeschichte ebensogut als morphologische Eigentümlichkeiten ihrer vegetabilischen Teile. Nur eine Eigenschaft der Pflanzen wird man bei systematischen Erörterungen nie oder fast nie herangezogen finden: ihre chemische Zusammensetzung. Und doch läßt sich, von Historischem abgesehen, kein ausschlaggebender Grund für das geringe Maß von Beachtung angeben, welches die Systematiker pflanzenchemischen Tatsachen entgegenzubringen pflegen. Ein nicht Voreingenommener wäre wohl versucht anzunehmen, daß die chemische Zusammensetzung der Pflanzen ebensoviel systematische Dignität beanspruchen könne, als irgend eine andere ihrer für das System benutzten Eigenschaften. Und es ist nicht so ganz unwahrscheinlich, daß, wenn die Pflanzenchemie vor 200 Jahren einen hohen Stand der Entwicklung erreicht gehabt hätte, damals jemand auf den Gedanken gekommen wäre, ein System allein auf pflanzenchemische Tatsachen aufzubauen.

Allein, wenn auch ein solches System niemals aufgestellt worden ist, so hat man doch schon frühe Beziehungen zwischen den bota-

[1]) Nach einem auf der 78. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte gehaltenen Vortrage.

nischen Eigenschaften der Pflanzen und ihren durch die chemische Zusammensetzung bedingten medizinischen Wirkungen erkannt.

Die erste Ahnung eines derartigen Zusammenhangs liegt bereits der Signaturenlehre des Paracelsus u. A. zugrunde. Deutlicher findet man diesen Gedanken von mehreren noch dem 17. Jahrhundert angehörenden Botanikern ausgesprochen, so von Zumbach in der Vorrede zu Paul Hermanns Flora Lugduno-Batavae (1690), von Rudolph Jacob Camerarius in der Schrift: De convenientia plantarum in fructificatione et viribus (1699) und von dem Engländer James Petiver in der ebenfalls 1699 (in den Philosophical Transactions) erschienenen Abhandlung: Some attempts to prove that herbs of the same make or class have generally the like virtues. In denselben Gedankengängen bewegte sich eine Schrift,[2]) die Friedrich Hoffmann 1725 veröffentlichte, und 26 Jahre später faßte Linné seine Ansichten über die Beziehungen zwischen Wirkung und systematischer Stellung der Pflanzen sehr präzis in folgenden Sätzen seiner „Philosophia botanica" zusammen:

Plantae, quae Genere conveniunt, etiam virtute conveniunt; quae Ordine Naturali continentur etiam virtute propius accedunt; quaeque Classe naturali congruunt etiam viribus quodammodo congruunt.

Nach Linné hat sich noch ein anderer großer Botaniker eingehend mit diesen Fragen beschäftigt: A. P. de Candolle, der im Jahre 1804 seine „Essais sur les propriétés médicales des plantes" darüber veröffentlicht hat.

De Candolle und seine Vorgänger gingen bei ihren Betrachtungen immer von den medizinischen Wirkungen der Pflanzen aus. Es ist indes leicht einzusehen, daß damit eine sichere Grundlage nicht gewonnen war. Denn wenn auch häufig ähnlich zusammengesetzte Körper ähnliche Wirkungen hervorrufen, so kennen wir doch andererseits Fälle genug, in denen kleine Änderungen im Moleküle große Änderungen in der Wirkung zur Folge haben. Es sei nur an das bekannte Beispiel Cholin-Neurin erinnert. Fortschritte konnten deshalb nur erzielt werden, wenn man von der chemischen Zusammensetzung der Pflanzenstoffe ausging. Diese Erkenntnis spricht zuerst Rochleder in seiner Phytochemie (1854) aus. Seither ist der Gedanke eines Zusammenhangs zwischen der chemischen Zusammensetzung und der systematischen Stellung der Pflanzen nicht mehr gänzlich verschwunden. U. a. haben Greshoff und van Rijn sich damit befaßt. Doch hat man sich bisher stets damit begnügt, im allgemeinen seine Ansicht darüber zu äußern. Dagegen ist nie in zusammenhängender Weise gezeigt worden, welche Vorteile die Systematik aus den Ergebnissen der Pflanzenchemie ziehen kann. Will aber die Pflanzenchemie, daß sie bei den Systematikern Beachtung findet, so muß sie auch zeigen, daß sie wirklich der Systematik Hilfe zu bringen vermag.

---

[2]) De methodo compendiosa plantarum vires et virtutes in medendo indagandi. (In Opuscula physico-medica. Ulm 1725).

Frägt man sich, von welchen Pflanzenstoffen der Pflanzenchemiker bei derartigen Betrachtungen ausgehen soll, so läge es am nächsten, die Gesamt-Zusammensetzung der Pflanze dafür in Anspruch zu nehmen. Das ist indes schon deshalb unmöglich, weil wir die quantitative chemische Zusammensetzung noch von keiner einzigen Pflanze kennen, in dem Sinne, daß uns die Art und Menge sämtlicher chemischer Individuen bekannt wäre, aus denen sie in allen Phasen ihres Daseins besteht. Wir sind deshalb genötigt, einzelne Pflanzenstoffe in Betracht zu ziehen, und unter diesen unterscheidet man schon lange allgemein und nicht allgemein verbreitete Stoffe, trotzdem es fraglich sein mag, ob es, von Wasser und einigen Mineralsubstanzen abgesehen, wirklich allgemein verbreitete Pflanzenstoffe gibt, d. h. solche, die in keiner Pflanze von den Palmen bis zu den Bakterien hinunter fehlen. Dagegen gibt es ohne Zweifel Pflanzenstoffe von sehr weitgehender Verbreitung, z. B. Cellulose, Traubenzucker, Stärke, Chlorophyll u. dgl. m. Aber selbst diese weit verbreiteten Stoffe können ganzen Abteilungen des Pflanzenreichs fehlen: Die Stärke und das Chlorophyll z. B. bei den Pilzen, erstere auch fast völlig in den Samen der Sympetalen. So lassen sich schon in dieser Gruppe systematische Gesichtspunkte. wenn auch von geringer praktischer Bedeutung, geltend machen. Günstiger liegt die Sache bei den nicht allgemein verbreiteten Pflanzenstoffen wie bei denjenigen, die nur in einer einzigen Art vorkommen. Colchicin findet sich z. B. nur in *Colchicum autumnale*. Ermittelt also der Pflanzenchemiker in einer Pflanze Colchicin, so hat er sie damit als *Colchicum autumnale* bestimmt und selbst dann, wenn ihm alle diejenigen Pflanzenteile fehlen, die der Botaniker unbedingt zur Bestimmung braucht. Ähnliche Betrachtungen lassen sich für solche Stoffe anstellen, die. wie das Kokain nur für eine Gattung, wie das Atropin nur für eine Familie bekannt sind. Innerhalb der Familie kommt denjenigen Stoffen eine erhöhte systematische Bedeutung zu, die nur in bestimmten Unterabteilungen verbreitet sind. So findet sich das Cytisin innerhalb der Familie der *Papilionaceen* nur bei den *Genisteen* und den diesen nahestehenden *Podalyrieeen*. Absolute Sicherheit kommt Schlüssen, wie den oben gezogenen, allerdings nur dann zu, wenn durchaus feststeht, daß die Verbreitung der genannten Körper sich nicht über die angegebene Begrenzung hinaus erstreckt. Je größer unsere pflanzenchemischen Kenntnisse sind, desto sicherer werden derartige Schlüsse werden.

In einer anderen Richtung erregen diejenigen Stoffe unser Interesse, die in mehreren Familien vorkommen. Es liegt hier nahe, den Satz aufzustellen: Pflanzenfamilien, in denen dieselben oder nahe verwandte organische Stoffe von nicht allgemeiner Verbreitung vorkommen, sind miteinander verwandt. Doch will ich nicht so weit gehen, für diesen Satz allgemeine Gültigkeit zu beanspruchen, wenn er auch als Hauptstütze für die von Pflanzenchemikern auf systematischem Gebiete auszuführenden Untersuchungen zu gelten hat. Über den Grad der Verwandtschaft vermag dieser Satz nichts auszusagen. Hier haben die Befunde

der botanischen Forschung zu entscheiden. Sie wird aber nicht unterlassen dürfen, auch die pflanzenchemischen Verhältnisse zu berücksichtigen.

In welcher Weise die Pflanzenchemie bei derartigen systematischen Fragen eingreifen kann, sei zunächst für die Gattung *Hydrastis* gezeigt. Sie wird bekanntlich von der herrschenden Systematik in die Familie der *Ranunculaceen* gestellt, mit denen sie ohne Zweifel manche Eigenschaften gemeinsam hat. Es gibt indes einige nicht unwesentliche Punkte, in denen sich *Hydrastis* von der Hauptmasse der *Ranunculaceen* unterscheidet, dagegen mit den *Berberideen* übereinstimmt. Solche Punkte sind die trimere Blütenhülle, die Beerenfrucht und die relative Größe der Integumente (das äußere ist länger als das innere). Auch der Habitus von *Hydrastis* stimmt mit dem einiger *Berberideen*, z. B. *Podophyllum*-Arten, überein. Dazu kommt endlich die pflanzenchemische Tatsache: der Gehalt an dem für die *Berberideen* charakteristischen Berberin. Alles in allem steht die Gattung *Hydrastis* den *Berberideen* so nahe, daß man ihr am besten eine Stellung zwischen *Ranunculaceen* und *Berberideen* anweisen sollte. Und diese Anschauungen blieben, weil sie sich nicht auf den Berberingehalt der *Hydrastis* allein stützen, auch dann noch in Geltung, wenn in der einen oder anderen *Ranunculacee* Berberin nachgewiesen würde.

Das Berberin (eventuell nahe verwandte Stoffe) gehört überhaupt zu denjenigen Pflanzenstoffen, die in mehreren Pflanzenfamilien vorkommen; es findet sich z. B. bei den *Papaveraceen*, ein weiteres Anzeichen dafür, daß *Berberideen* und *Papaveraceen* miteinander verwandt sind, was auch von den Systematikern zugegeben wird. Nun sei in diesem Zusammenhang noch an die nahe Verwandtschaft des Hydrastins mit dem Papaveraceen-Alkaloid Narkotin erinnert.

Bekannte Beispiele für das Vorkommen eines Körpers in nahe verwandten Familien sind das des Inulins, das sich in *Kompositen Campanulaceen* und *Lobeliaceen* findet und das des Myrosins und ähnlicher Enzyme (eventuell auch schwefelhaltiger Glykoside) bei *Cruciferen, Capparidaceen* und *Resedaceen.*

Noch weitere Verbreitung als diese Substanzen besitzen Kautschuck und ähnliche Stoffe. Auch ihnen dürfte, wenigstens in einzelnen Fällen, systematische Bedeutung zukommen. So scheinen mir zwischen den zwei kautschuckführenden Familien der *Euphorbiaceen* und *Urticaceen* (letztere im weitesten Sinne genommen) verwandschaftliche Beziehungen zu bestehen. In anatomischer Beziehung ist ihnen vor allem das Vorkommen ungegliederter Milchröhren gemeinsam, ferner die häufig eintretende Verschleimung der Blattepidermis, oberflächliche Korkbildung und (zumeist) einfache Gefäßdurchbrechung. Die Brennhaare der *Euphorbiaceen*-Gattung *Jatropha* stimmen in ihrem Bau mit denen der *Urtica*-Arten überein.

Und wenn auch nicht zu verkennen ist, daß der Blütenbau der typischen *Urticaceen* und der typischen *Euphorbiaceen* weitgehende Unterschiede aufweist, so gibt es doch Gattungen, die eine Übergangsstellung zwischen beiden Familien einnehmen. Zu solchen

gehört die den *Euphorbiaceen* eingereihte Gruppe der *Antidesminen*, die kätzchenförmige Blütenstände mit meist apetalen Blüten besitzen. Der Fruchtknoten ist bei der Gattung *Antidesma* meist einfächrig, bei der nahestehenden Gattung *Hymenocardia* zweifächrig. Die Antheren der Pflanzen beider Gattungen sind in der Knospe einwärts gebogen, was bei *Moraceen* und *Urticaceen* (in engerem Sinne) vorkommt. Die Samenanlage von *Antidesma* hat, im Gegensatz zu den normalen *Euphorbiaceen*, keine Caruncula und schließlich finden wir die Fruchtform der Ulme bei *Hymenocardia ulmoides* wieder. Wenn man dies alles und das pflanzenchemische Moment dazu berücksichtigt, so scheint der Schluß nicht ungerechtfertigt, daß *Euphorbiaceen* und *Urticaceen* miteinander verwandt sind, wenn vielleicht auch nur in der Weise, daß sie sich von einem gemeinsamen Punkte aus nach verschiedenen Richtungen hin entwickelt haben. Diesem Punkte muß die Gruppe der *Antidesminen* nahegestanden haben.

Nicht dasselbe, wie für *Euphorbiaceen* und *Urticaceen*, wage ich für die Familien mit koffein- und theobrominhaltigen Pflanzen zu behaupten, da vielleicht gerade dem Vorkommen von Purinderivaten keine allzugroße Beweiskraft zugeschrieben werden mag und andererseits auch erhebliche botanische Differenzen vorhanden sind. Nach Angaben von Hallier indes stehen die *Aquifoliaceen* den *Ternströmiaceen* nahe und diese sollen wieder von den *Sterculiaceen* abstammen. Würde es gelingen, zwischen diesen Familien und den *Coffea*-Arten verwandtschaftliche Beziehungen nachzuweisen, so wäre damit die Abstammung einer Gruppe der Sympetalen von Choripetalen festgestellt. Es gibt indes noch andere Tatsachen, die auf derartiges hinweisen. Von pflanzenchemischen Momenten möchte ich dafür die Verbreitung der Saponine heranziehen. Saponine finden sich unter den Choripetalen besonders häufig bei den *Caryophyllaceen* und anderen Centrospermen. Von diesen und zwar speziell den *Silenoideen* scheint mir eine Brücke zu den centrospermen Sympetalen, den *Primulaceen* und *Myrsinaceen* hinüberzuführen, die gleichfalls in ausgesprochenem Maße Saponinpflanzen sind. Daneben seien zur Stütze dieser Hypothese noch folgende Tatsachen herangezogen, wenn sie auch nicht gerade von zwingender Beweiskraft sind: Bei manchen *Primulaceen*, z. B. bei der Gattung *Pelleteria*, kommen völlig choripetale Blüten vor. Die centrospermen Sympetalen nehmen dadurch innerhalb der Sympetalen eine isolierte Stellung ein, daß sie die einzigen dieser Abteilung sind, deren Samenanlagen zwei Integumente besitzen.

Noch eine andere pflanzenchemische Tatsache wäre geeignet, eine verwandtschaftliche Beziehung zwischen choripetalen und sympetalen Familien zu unterstützen, wenn sie nicht so sehr isoliert wäre: das von de Sanctis behauptete Vorkommen von Coniin in *Sambucus nigra*. Es weist auf eine Verwandtschaft der *Umbellifloren* mit den *Rubiinen* hin, für die auch botanische Merkmale sprechen. So zeigen die *Cornaceen* nach K. Schumann[1]) „oft eine weiter-

[1]) Engler-Prantl's Natürliche Pflanzenfamilien. Rubiaceae. p. 13

gehende Übereinstimmung in den Blütenmerkmalen mit den *Rubiaceen*. Sehr auffallend ist in den Tribus der *Psychotrieae* und *Paederieae* die Ähnlichkeit der Fruchtbildung mit derjenigen der *Umbelliferae*". Nach demselben Autor stehen aber die *Caprifoliaceen*, zu denen ja *Sambucus* gehört, den *Rubiaceen* so nahe, „daß man dem Gedanken Baillons, beide Familien in eine zu verschmelzen, keine erheblichen Einwendungen entgegenstellen kann".

Mit dem Gesagten glaube ich eine genügende Anzahl von Beispielen gegeben zu haben, einerseits um den Zusammenhang zwischen Pflanzenchemie und Systematik zu zeigen, und andererseits die Richtung anzudeuten, nach welcher derartige vergleichende Untersuchungen zu führen sind.

Ich möchte aber nicht unerwähnt lassen, daß sich gegen eine Heranziehung pflanzenchemischer Befunde zur Entscheidung systematischer Streitfragen gewichtige Einwände erheben lassen. Als einen der wichtigsten die Tatsache, daß sehr nahe verwandte Pflanzen oft nicht dieselben Stoffe enthalten. So gibt es *Aconit*-Arten, die kein Aconitin oder ein verwandtes Alkaloid enthalten, es gibt koffeinfreie *Coffea*-Arten und *Strychnos*-Arten, die weder Strychnin noch Brucin besitzen. Vom Schierling wird sogar behauptet, daß er in Schottland regelmäßig frei von Coniin sei.

Wenn derartige Ausnahmen völlig willkürlich auftreten würden, dann könnte man denjenigen nicht Unrecht geben, die der pflanzenchemischen Methode keine Existenzberechtigung zuerkennen wollen. Deswegen muß es eine der Aufgaben der Pflanzenchemie und der ihr nahestehenden Physiologie sein, eine Erklärung dieser Anomalien zu versuchen. Und wenn in solchen Dingen auch die Beobachtung und das Experiment das letzte Wort zu sprechen haben so möchte ich doch auf einige Erklärungsmöglichkeiten hinweisen.

Wir wissen, daß äußere Einflüsse, wie Bodenbeschaffenheit und Klima, den Chemismus der Pflanze weitgehend zu beeinflussen vermögen.

Da außerdem die Pflanze manche Stoffe als Schutzmittel gegen pflanzliche oder tierische Feinde produziert, die Feinde einer Pflanze aber nicht immer ihre geographische Verbreitung besitzen müssen, so ist es denkbar, daß Schutzstoffe, die in irgend einem geographischen Bezirk nötig sind, in einem anderen, in dem die entsprechenden tierischen Feinde fehlen, entbehrt werden können und deshalb nicht produziert werden. Damit wäre vielleicht das Fehlen von Coniin im schottischen Schierling zu erklären, damit auch die Tatsache, daß der Digitalingehalt der in den Gärten kultivierten *Digitalis* geringer ist, als bei der wildwachsenden. Damit steht es wohl auch im Zusammenhang, daß die koffeinfreien *Coffea*-Arten auf Madagaskar und benachbarten Inseln lokalisiert sind, also in einem isolierten Bezirk, dessen Flora und Fauna auch außerdem mannigfache Eigentümlichkeiten aufweisen.

Dazu kommt, daß mancher der anscheinend fehlenden Körper in kleiner Menge vielleicht doch vorhanden ist, sodaß der Unterschied nur ein quantitativer wird, oder daß er nur vorübergehend auftreten mag und was dergleichen mehr ist.

Schließlich aber haben wir keine Veranlassung, den Arten in pflanzenchemischer Beziehung eine größere Konstanz zuzuschreiben, als in morphologischer. Wir dürfen also von vornherein annehmen, daß die Arten, auch ohne äußere Abweichungen zu zeigen, in pflanzenchemischer Hinsicht variieren können, sei es, daß Variationen oder Mutationen auftreten. Die pflanzenchemischen Varietäten werden je nach den Umständen erhalten bleiben (Beisp.: bittere Mandeln) oder durch Kreuzung mit der ursprünglichen Art oder auf andere Weise wieder verschwinden können; kurz, es muß auch auf pflanzenchemischem Gebiete der ganze Komplex von Gesichtspunkten zur Anwendung gebracht werden, der in der Systematik sich so fruchtbar erwiesen hat.

Die experimentelle Inangriffnahme der angedeuteten Probleme muß an sich zahlreiche Ergebnisse bringen und mit ihrer Hilfe wird es gleichzeitig möglich sein, auch noch andere Fragen zu entscheiden. Es wäre z. B. zu untersuchen, ob die chemische Zusammensetzung der Pflanzen mit ihren morphologischen und anatomischen Eigenschaften in der Weise parallel geht, daß die Pflanzenstoffe der höheren Pflanzen auch die höheren und komplizierteren sind, ob also auch auf pflanzenchemischem Gebiete eine Entwicklung nach oben stattgefunden hat. Diese Frage wird in erster Linie die Eiweißchemie zu beantworten haben. Sie wird ermitteln müssen, ob das Eiweiß niederer Pflanzen, etwa das von *Äthalium septicum* weniger kompliziert gebaut ist als beispielsweise das einer Komposite oder eines Leguminosensamens, sei es, daß das Molekül kleiner ist oder daß kompliziertere Gruppen in ihm vorhanden sind. Die Entscheidung darüber dürfte wohl bereits mit den heutigen Hilfsmitteln der Chemie zu fällen sein. Einstweilen darf aber wohl darauf hingewiesen werden, daß in der Tat in den höheren Pflanzen Stoffe vorkommen, die den niederen fehlen und es ist wohl kein Zufall, daß es sich dabei um Stoffe handelt, von denen man mit Pictet annehmen darf, daß sie in nahen Beziehungen zum Eiweiß stehen, nämlich Alkaloide mit ringförmigen und besonders mit kondensierten Kernen.

Mit diesen Problemen im Zusammenhang wäre endlich die Frage zu erörtern, ob Häckels sog. biogenetisches Grundgesetz: „Die Ontogenie ist eine Wiederholung der Phylogenie“ auch auf pflanzenchemischem Gebiete Daseinsberechtigung besitzt.

Sollen alle diese Fragen mit Sicherheit entschieden werden, dann müssen wir über eine weit größere Menge pflanzenchemischer Tatsachen verfügen, als heute. Wir müssen die Konstitution der wichtigsten Pflanzenstoffe kennen und die quantitative Zusammensetzung möglichst vieler Pflanzen aus allen Familien des Pflanzenreichs. Dann erst wird es möglich sein, von großen Gesichtspunkten aus an die Ordnung des ungeheuren Materiales heranzugehen und dann erst wird die Pflanzenchemie aufhören, lediglich aus einer unübersehbaren Fülle von Tatsachen zu bestehen. Dann wird auch die Systematik ständig die Resultate der Pflanzenchemie beachten müssen und letztere selbst wird in strengem Anschluß an die Systematik eine vergleichende Wissenschaft geworden sein.

Über den morphologischen Wert der an Wurzeln entstehenden Knollen einiger Dioscorea-Arten.

Von

Leonhard Lindinger.

Vor einer Reihe von Jahren hat Queva in einer ausführlichen Abhandlung über die Vegetationsorgane der *Dioscoreaceen*[1]) unter anderm die Knollen von *Dioscorea illustrata* beschrieben, welche am Ende dicker Wurzeln durch Anschwellung der Wurzelspitze entstehen. Queva kommt auf Grund der anatomischen Besonderheiten, die der Knolle im Gegensatz zu einer Wurzel eignen, zu dem Schluss, daß die Knollen bei der genannten Art und bei der die gleichen Verhältnisse aufweisenden *Dioscorea discolor* den morphologischen Wert einer Wurzel verloren haben (l. c. p. 367). Hauptsächlich ist es die Struktur der zahlreichen in der Knolle zerstreut verlaufenden Gefäßbündel, welche ihm diese Anschauung nahe gelegt hat. Er fasst die Ergebnisse seiner Untersuchung, soweit sie die besagten Organe betreffen, in folgenden Worten zusammen (p. 409): „Lorsque le tubercule se forme à l'extrémité d'une racine comme chez les *Dioscorea* illustrata, le faisceau multipolaire de la racine s'élargit fortement, puis il se continue par un grand nombre de cordons libéro-ligneux qui peu à peu prennent très nettement la structure de faisceaux unipolaires orientés radialement bois en dedans et liber en dehors. Le point de végétation conserve sa structure, c'est-à-dire qu'il est formé d'une masse méristématique recouverte d'un cambiforme; celui-ci produit un liège comparable à une pilorhize. La transformation ne va pas plus loin dans cet exemple. Elle suffit cependant pour nous donner l'idée d'un organe morphologiquement défini, une racine dont le point de végétation s'élargit et qui, sans changer d'aspect, donne un organe dont la nature morphologique est differente de celle de l'organe initial."

Wenn nun Queva auch angibt, daß das Organ seinen morphologischen Wert geändert habe, d. h. daß der knollige Teil einen

[1]) Queva, Ch.: Recherches sur l'anatomie de l'appareil végétatif des Taccacées et des Dioscorées. Lille 1894.

andern Wert erlangt habe als der zilindrische, so läßt er doch die Frage offen, als was es nun zu betrachten sei. Denn irgend etwas Definierbares muß es ja sein.

Diese Lücke auszufüllen hat Göbel[1]) in einer vor längerer Zeit veröffentlichten Untersuchung unternommen. Unter Berücksichtigung der Anschauung, welche Queva auf anatomischem Weg erlangt hatte, kommt Göbel auf Grund einer entwicklungsgeschichtlich-biologischen Betrachtung zu der Ansicht, daß die Knollen der *Dioscoreen* — also auch die an Wurzeln entstehenden — morphologische Mittelwerte zwischen Spross und Wurzel darstellen.

Die Gründe, auf denen sich diese Ansicht aufbaut, erscheinen mir nicht stichhaltig. Die Knollen, welche von Formen gleich der *Dioscorea Batatas* gebildet werden, sind morphologisch nicht gleichwertig den Knollen von *D. discolor* usw. Während erstere als Sprosse zu bezeichnen sind,[2]) liegt kein Grund vor, den Knollen der *D. discolor* und ähnlicher Arten den morphologischen Wert von Wurzeln abzusprechen. Um das Ergebnis meiner Untersuchung vorwegzunehmen: Die Knollen von *D. discolor, D. eburnea* und *D. illustrata* haben nicht ihren **morphologischen,** sondern ihren **physiologischen** Wert geändert, oder mit anderen Worten: Die dicken Wurzeln der bezeichneten Arten bestehen aus zwei physiologisch verschiedenen Teilen, indem die nach dem Typ einer Ernährungswurzel gebaute Wurzel am apikalen Ende die Funktion eines Speicherorgans übernimmt. Die anatomischen Unterschiede zwischen beiden Teilen sind auf Rechnung der Funktionsänderung zu setzen.

Die eben ausgesprochene Auffassung findet ihre Stütze im Beispiel, in der Entwicklung der Knollen, im lückenlosen Zusammenhang der Gewebe der beiden Wurzelteile, in der Art dieser Gewebe, und im Vergleich mit anderen *Dioscoreaceen*- und Monokotylenwurzeln. Der Gang der Beweisführung ist in den folgenden Zeilen niedergelegt.

Vor allem dürfte es sich empfehlen, eingehend **die Wachstumsweise der *Dioscorea discolor*,**[3]) **sowie die Entstehung**

[1]) Göbel, K.: Morphologische und biologische Bemerkungen. 16. Die Knollen der Dioscoreen und die Wurzelträger der Selaginellen, Organe, welche zwischen Wurzeln und Sprossen stehen. (Flora Bd. 95. p. 167—212.)

[2]) Vgl. die Angabe in „Zur Anatomie und Biologie der Monokotylenwurzel". (Beih. z. Bot. Centralblatt. Bd. XIX. 1905. Abt. I. Heft 2. p. 322.)

Da die Arbeit schon vor dem Erscheinen der Göbelschen Veröffentlichung im Druck war (seit Februar 1905), konnte ich nicht mehr darauf eingehen.

Ich möchte hier darauf aufmerksam machen, daß die Adventivsprosse an den Knollen von *D. Batatas* usw. an ganz anderer Stelle auftreten, als bei *D. discolor* usw.: Kein gemeinsames, sondern eher ein trennendes Merkmal.

[3]) Außer dieser Art stand mir noch eine andere unbenannte zur Verfügung. Die Befunde deckten sich, sodaß ich mich nur auf *D. discolor* beziehen werde.

und Funktion des knolligen Organs zu betrachten. Der aus der alten Knolle entstandene Sproß verzweigt sich an manchen im Boden befindlichen Knoten und treibt aus ihnen und aus den untersten Knoten der oberirdischen Sproßteile Wurzeln. Die bewurzelten Verzweigungen erscheinen über dem Boden; sie verhalten sich gleich dem Hauptsproß, werden oft auch durch das Absterben des Verbindungsstückes selbständig. Gegen das Ende der Haupttriebzeit der Pflanze schwellen die Spitzen der dickeren Wurzeln zu Knollen an, welche etwa Kinderfaustgröße erlangen können. Das Übergangsstück verläuft kurze Zeit wagrecht, krümmt sich dann so, daß der Vegetationsscheitel aufwärts gerichtet ist, und nimmt rasch an Umfang zu. Die Krümmung erfolgt durch ungleichseitiges Wachstum des anschwellenden Wurzelteils. Der fertigen Wurzel entspringen zahlreiche dünne in akropetaler Reihenfolge entstandene Wurzeln, welche am Grund nicht selten zu einem der Knolle aufsitzenden winzigen Knöllchen verdickt sind. Da sich die Knolle erst am Ende der Vegetationsperiode der Vollendung nähert und Wurzeln treibt, so können diese Wurzeln nicht mehr zur Ernährung der Mutterpflanze beitragen. Augenscheinlich dienen sie zunächst dazu, die Knolle mit Nährstoffen zu versehen. Doch soll damit nicht gesagt sein, daß die in der Knolle gespeicherten Reservestoffe darauf zurückzuführen sind. Ob diese Wurzeln die Ruheperiode überdauern, habe ich nicht festgestellt.

Die dicken Wurzeln, denen die Knollen ansitzen (je eine), werden neben der Aufgabe, die Reservestoffe in die Knollen zu leiten, noch die Bestimmung haben, durch bedeutendes Längenwachstum die zu erzeugenden Knollen von der diesjährigen Pflanze zu entfernen und eine ergiebige Ausbreitung der Art auf vegetativem Weg zu sichern; Göbel maß bei *Dioscorea eburnea* einen der Knolle ansitzenden Wurzelteil von 2 m Länge und hebt ebenfalls hervor, daß damit die Entfernung der neuen Pflanze von der alten erreicht wird.

Daß die Tätigkeit der knollenerzeugenden Wurzeln als direkte Nährwurzeln nicht hoch anzuschlagen ist, geht aus der frühzeitigen Verkorkung ihrer Oberfläche hervor.

Die Knollen sind dicht mit Stärke gefüllt, gehören demnach zu den Speicherorganen, und sorgen durch Bildung von Adventivsprossen für die Erneuerung der Pflanze.

Als Wurzelträger in dem Sinn, wie Göbel die Knollen der *Dioscoreen* im Vergleich mit den Stolonen von *Cordyline* und *Yucca* auffaßt[1]) (l. c. p. 186 f.), sind also die Knollen von *Dioscorea discolor* usw. nicht zu bezeichnen. Der Ausdruck könnte eher auf die

---

[1]) Vgl. auch p. 322 meiner schon erwähnten Untersuchung.

Göbel nennt nicht *Cordyline*, sondern *Dracaena*. Das ist unrichtig, keine *Dracaena* besitzt „mächtige unterirdische Knollen".

Der zwischen *Cordyline* und *Dracaena* vorhandene Unterschied im Verhalten der unterirdischen Teile ist den Gärtnern wohlbekannt. Man vgl. auch Vilmorins Blumengärtnerei. 3. Aufl. Bd. I. p. 1059 unter *Cordyline*, p. 1063 unter *Dracaena*.

dickeren Wurzeln angewandt werden, da diese, aus den schon erwähnten Gründen wohl nur wenig selbst, um so mehr durch ihre reichverzweigten Seitenwurzeln die Ernährung der Pflanze besorgen. Doch bleibt die Bezeichnung „Wurzelträger" besser auf die so eigenartigen Organe von *Selaginella* beschränkt.

Die Knollenbildung erfolgt nicht an allen in Frage kommenden Wurzeln gleichzeitig. Den kultivierten Exemplaren, an denen ich meine Beobachtungen anstellte, waren zu Ende der Triebzeit die oberirdischen Vegetationsorgane genommen worden. Die unterirdischen Teile starben langsam ab (selbstverständlich nicht die Knollen); die Knollenbildung dauerte aber noch fort: im November fand ich neben fertigen Knollen noch Wurzeln, deren Spitzen die Umbildung zur Knolle in verschiedenen Stadien zeigten.

Dioscorea discolor — nach den von Queva und Göbel gemachten Angaben ferner *D. eburnea* [Lour. var. *fusca* hort.] und *D. illustrata* — und die andere mir vorliegende unbestimmte Art sind demnach Stauden, welche durch die Weise, wie sie die Ruheperiode überdauern, unter den Monokotylen vielleicht einzig dastehen. Es ist mir wenigstens kein zweiter Fall aufgestoßen.[1]) Die Rolle, die bei den anderen Monokotylenstauden Sprossen vorbehalten ist, nämlich die Art auf vegetativem Weg zu erhalten und zu vermehren, ist hier auf einen Teil der Wurzel übergegangen. Dieser Teil dient nicht mehr als Ernährungswurzel, erleidet eine Formänderung und bildet Adventivsprosse.

Wenn nun auch die Monokotylen kein weiteres Beispiel für das geschilderte Verhalten bieten, so ist ein bei den Dikotylen vorhandener analoger Fall von nicht weniger großem Interesse, zumal er eine völlige Parallelerscheinung zu den besprochenen *Dioscorea*-Arten bildet.

Die Kukurbitazee *Thladiantha dubia*[2]) zeigt, ins Dikotyle übertragen, alle Verhältnisse, welche wir bei *Dioscorea discolor* gefunden haben. Auch sie überwintert, d. h. überdauert die Ruheperiode, mit Knollen, die aus Wurzelanschwellungen hervorgehen. Auch hier ist es, soviel ich beobachtet habe, die Wurzelspitze, welche der Veränderung unterliegt. Alle anderen Teile gehen am Ende der Vegetationsperiode ein. Die Adventivsprossen entstehen gleichfalls in der Nähe oder sogar aus den Geweben des Vegetationsscheitels auf der Oberseite der Knolle;[3]) in allen anderen Fällen, in denen Adventivsprosse an Wurzeln beobachtet sind, gehen sie aus dem stammnahen Teil hervor (vgl. p. 320).

---

[1]) Wie es sich mit eventueller Adventivknospenbildung in knollig verdickten Wurzelenden von *Curcuma*-Arten verhält, ist noch zu untersuchen.

Neuerdings veröffentlichte H. F. Macmillan eine Abbildung von *Calathea Allouya* (Lindl.), welche außer zahlreichen zilindrischen Wurzeln noch andere unterirdische Teile besitzt. Diese verlaufen in den gleichen Richtungen wie die Wurzeln, fallen aber dadurch auf, daß sie mit einer eiförmigen Knolle endigen. Vielleicht handelt es sich auch hier um Wurzeln; Macmillan gibt allerdings an, daß die Knollen „eyes" besitzen. (The Tropical Agriculturist and Magazine of the Ceylon Agricultural Society. Vol. XXV. No. 6. Dez. 1905.)

[2]) = *Thladiantha calcarata* Clarke.

[3]) Göbel, Organographie p. 190, nach Sachs. Ges. Abh.

Auch darin gleicht *Thladiantha* den in Rede stehenden *Dioscorea*-Arten, daß sich die Knollen am Ende von sehr langen Wurzeln bilden. Die Pflanze ist förmlich berüchtigt durch die Wanderungen, welche sie auf diese Weise ausführt.

Ob die so eigenartige Wachstumsweise mit der Diözie von *Dioscorea* und *Thladiantha* zusammenhängt, ist wohl schwer zu beweisen. Nicht zu verkennen ist aber, daß unter den gegebenen Verhältnissen die Möglichkeit sehr groß ist, daß beide Geschlechter nahe zusammen kommen.

Anatomie der zilindrischen Wurzel von *Dioscorea discolor.*

Die Wurzeln entstehen wie wahrscheinlich alle Monokotylenwurzeln endogen, d. h. die ersten Teilungen zur Anlage der künftigen Wurzel treten im Perizykel bezw. im Perikambium auf. Die dickeren Wurzeln weichen im Bau etwas von ihren Verzweigungen ab. Die erste Rindenschicht ist als Exodermis entwickelt, die Innenwand ihrer Zellen schwächer verdickt als die Seiten- und Außenwände. Die Zellwände sind verkorkt, desgleichen mitunter die der nächsten Schicht. Später entwickelt sich aus einer weiteren, oft der 5. Schicht ein Korkmeristem. Der Durchmesser der Rinde ist meist größer als der des Zentralstrangs; sie besteht aus unverdickten parenchymatischen Elementen mit zahlreichen, auf dem Querschnitt annähernd kreisrunden Raphidenzellen. Der Durchmesser der Rindenzellen nimmt gegen die Endodermis ab. Die Zellen der innersten Schichten sind deutlich tangential gedehnt, ebenso die U-förmig verdickten Endodermiszellen. Die Rinde bleibt lebendig. Eine Wurzelhaube ist immer vorhanden.

Der radiäre polyarche Zentralstrang ist mit Ausnahme der Bastteile verholzt; die äußeren, mit einander verschmolzenen Bündel schließen ein verhältnismäßig geringes Füllgewebe ein, in dem Vasalteile verlaufen. Der Zentralzilinder gehört also zu den sogenannten abnormen.[1]) Wenn daher Göbel sagt (p. 184): „Zudem haben die Wurzeln der *Dioscoreaceen* ganz den normalen Bau [und die gewöhnliche Entstehung]", so bezieht sich das nicht auf den Bau des Zentralzilinders, sondern vermutlich auf die Eigenschaften, welche die Dioscoreenwurzel mit der Monokotylenwurzel überhaupt gemein hat. (Anders läßt sich der Satz nicht verstehen, denn es gibt bei den Monokotylenwurzeln, ja sogar bei denen der Dioscoreen verschiedene Typen.)

Die Wurzeln dünnen Durchmessers unterscheiden sich insofern, als ihr Zentralzilinder tetrarch oder pentarch mit einem oder zwei großen zentralen Gefäßen ist. Die Endodermiszellen des sklerotischen Zentralstrangs sind U-förmig verdickt.

Die Gefäßbündel des polyarchen Zentralzilinders zeigen eine abweichende Orientierung der Teile. Die Kribralteile liegen teils

---

[1]) Die Literatur über diesen Gegenstand findet sich bei H. Ross, Beiträge zur Anatomie abnormer Monokotylenwurzeln. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. I. 1883.)

radiär außen an den Vasalteil angelagert, teils zwischen je zwei Vasalteilen.

Dickenwachstumserscheinungen.

Bei Bildung einer Seitenwurzel verwandelt sich das Perikambium lokal in ein Meristem von zeitlich begrenzter Tätigkeit. Der Zentralzilinder der Mutterwurzel behält seine durch die verholzten Grundgewebezellen bewirkte Beschaffenheit als mechanische Einheit. Auch die an der Peripherie der Neubildung entstehenden radialen Reihen finden sich in allen anderen verzweigten Monokotylenwurzeln.

Abweichende Erscheinungen, die in morphologischer Hinsicht für die Auffassung der Knolle als Wurzel bedeutsam sind, fand ich in Wurzeln, die von Heterodera radicicola befallen waren.[1]) Äußerlich ließen die Wurzeln das Vorhandensein der Schmarotzer durch stellenweise Anschwellungen erkennen.

Die Veränderungen betrafen stets den Zentralzilinder. Die Älchen dringen da in ihn ein, wo eine Seitenwurzelanlage ist.[2]) Hier verursacht der von ihnen ausgehende Reiz eine lebhafte Zellteilung: aus dem Perikambium entsteht ein Meristem, das wenige Gefäßbündel und sehr viel Grundgewebe bildet. Die neuen Bündel sind kollateral; die Zellwände bleiben dünn, die Gefäße enger als im gesunden Teil. Auch die Zellwände des Teils, der den Neubildungen benachbart ist, werden nicht verdickt, so daß hier die Bündel ebenfalls durch dünnwandige Zellen getrennt bleiben, deren Zahl durch wenig häufige Teilungen etwas vermehrt wird. Die Endodermis ist auf der erkrankten Seite nicht mehr zu erkennen, die ihr entsprechende Schicht läßt sich jedoch auf Längsschnitten von den gesunden Teilen her feststellen. Sekundäre Rindenzellen werden nur in geringer Zahl gebildet. Die gesund gebliebene Partie des Zentralzilinders stimmt mit dem entsprechenden Teil in der gesunden Wurzel überein. Im Querschnitt bietet die Wurzel an der erkrankten Stelle ein Bild, welches an den von

---

[1]) Wie kurz bemerkt sein mag, fand ich diesen Parasiten in sämtlichen unterirdischen Teilen mehrerer Pflanzen von *Dioscorea discolor*. An den Internodien verursachten die Älchen kleine knopfartige Auswüchse, die zum großen Teil aus einer Zellneubildung bestanden, welche von den Zellen des im Sproß vorhandenen Sklerenchymmantels ausging: diese Zellen waren meist ebenfalls sklerenchymatisch. Zum Teil waren es Kribralelemente, die mit den entsprechenden Teilen der Bündel in Verbindung standen. Auch tracheidale Zellen waren vorhanden. Die Längsrichtung der neugebildeten Zellen schloß etwa einen rechten Winkel mit derjenigen der normalen Gewebezellen ein. Den Abschluß nach außen bildete eine Art von Wundkork. Lebende Älchen waren zur Zeit der Untersuchung nicht mehr vorhanden.

In den Knollen waren die Parasiten auf die Rinde beschränkt und durch Wundkork vom gesunden Gewebe geschieden. Weitere Neubildungen waren nicht vorhanden.

[2]) Vergl. M. Treub, Quelques mots sur les effets du parasitisme de l'Heterodera javanica dans les racines de la canne à sucre. (Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. VI. 1887. p. 93—96.)

Houard abgebildeten Querschnitt durch eine Stengelgalle von *Hedera Helix* erinnert.[1])

Eine weitere, nicht weniger bedeutsame Art von Dickenwachstum fand ich an der Austrittsstelle der dicken Wurzeln aus den Knoten. Hier sind häufig knollenartige Wucherungen vorhanden, welche die Größe einer Haselnuß erreichen können.[2]) Sie entstehen durch die Tätigkeit eines Meristems, das sowohl den Sprossen wie den Wurzeln an beider Vereinigungsstellen neue Elemente anfügt. Soweit die Wurzeln in Betracht kommen, geht das Meristem aus den innersten Rindenschichten hervor und erscheint zuerst an der aufwärts gewandten Seite, wo es stets gefördert bleibt. Das Perikambium ist verholzt. Die sekundären Bildungen, die dem Zentralzilinder angefügt werden, bestehen aus Gefäßbündeln, deren Struktur ich nicht untersucht habe, und aus verholztem Grundgewebe. Die Rinde wird durch sekundäre Schichten erheblich dicker, besonders wenn Heterodera-Befall vorliegt.

Obwohl ich auch in den geschilderten Knöllchen häufig Heterodera entdeckt habe — die Tiere befanden sich im Meristem und in der Rinde —, schließt die Tatsache, daß das sekundäre Dickenwachstum auch in gesunden Wurzelbasen vorhanden ist, das Zurückführen eben dieses Dickenwachstums auf den von den Älchen ausgehenden Reiz aus. Nachdem das beobachtete Meristem, erst Etagen-, dann Initialmeristem, in Entstehung und Tätigkeit im Prinzip mit dem Meristem übereinstimmt, das in den stammnahen Wurzelteilen der Drachenbäume arbeitet,[3]) muß man auch den Wurzeln von *Dioscorea discolor* die Befähigung zuerkennen, sekundäre Neubildungen durch echtes Dickenwachstum hervorzubringen vermittelst eines Meristems, das, unabhängig vom Perikambium, in der Rinde entsteht.

Besitzt nun das beschriebene zilindrische Organ den morphologischen Wert einer Wurzel?

Wir haben gesehen, daß das Organ aus den Stengelknoten adventiv hervorgeht, endogener Entstehung ist, von Verzweigungen nur gleichgeformte Gebilde erzeugt, einen festen, kompliziert gebauten Zentralzilinder besitzt, der von einer Endodermis aus U-förmig verdickten Zellen umgeben ist, und daß sein Vegetationsscheitel stets von einer Wurzelhaube bedeckt ist. Es weist also dieselben Merkmale auf wie das Organ, das man bei den Monokotylen als Wurzel bezeichnet.

---

[1]) Houard, Recherches anatomiques sur les galles de tiges: Pleurocécidies. p. 147. Fig. 3. Lille 1903.

[2]) Die Knöllchen stimmen (äußerlich) genau überein mit Quevas „galles formées par un Nematode (Heterodera) [l. c. pl. XVII, fig. 1 S.].

[3]) Beih. z. Bot. Centralblatt. Bd. XIX. Abt. I. 1905. Heft 2 p. 321 ff.

Zu einer gewissen Zeit hört die Wurzelspitze auf, das zilindrische Organ zu verlängern und wandelt sich in ein knolliges Gebilde um, dessen **Anatomie und Entstehung** im Nachfolgenden berücksichtigt werden soll.

Nach der Feststellung, daß die Wurzel von *D. discolor* und der zweiten von mir untersuchten Art fähig ist, vermittelst eines Meristems in die Dicke zu wachsen, ist es um so mehr hervorzuheben, daß an dem Aufbau der Knolle keine Gewebe beteiligt sind, welche durch die Tätigkeit eines Sekundärmeristems entstanden wären. Die Knollenform wird lediglich durch eine enorme primäre Zellvermehrung im Vegetationsscheitel erreicht. Und zwar findet die Vermehrung in dem Teil statt, der bisher den Zentralzilinder entstehen ließ. Die Zunahme der Zellenzahl steigert sich anfangs, bleibt dann einige Zeit konstant, um schließlich annähernd im Maß der anfänglichen Zunahme wieder abzunehmen. Der Vegetationsscheitel bleibt dauernd von der Wurzelhaube bedeckt, die sich zwar entsprechend verbreitert, sonst aber keine Veränderung erleidet.

Die Gewebe des zilindrischen Wurzelteils setzen sich lückenlos direkt in die Knolle hinein fort. Wenn man den Durchmesser der beiden Teile gegen einander abwägt, so ist die Rinde in der Knolle als sehr schwach entwickelt zu bezeichnen. Die Zellen, welche durch die erwähnte, auch von Queva (p. 365 ff.) festgestellte Zellvermehrung im hypertrophierten Zentralzilinder entstanden sind, sind zum größten Teil parenchymatischer Natur, ihre Wände unverdickt. Die Endodermis kann vom Übergangsteil bis gegen die Mitte der Knollenlänge deutlich verfolgt werden, dann wird sie durch das allmählige Verschwinden der Zellwandverdickungen unkenntlicher und verliert sich schließlich in den zusammenfließenden Parenchymen der Rinde und des „Zentralstranges“. Soweit sie unterschieden werden kann, zeigen sich ihre Zellen gleich den benachbarten Rindenzellen tangential gedehnt.

Mit der Zunahme des Grundgewebes treten — in der Richtung vom zilindrischen Teil gegen den Knollenscheitel — die Gefäßbündel auseinander. Anfangs stehen die äußeren noch in einem deutlichen der Endodermis genäherten Kreis. Je weiter man sie aber verfolgt, desto mehr findet man sie über den Querschnitt durch die Knolle verstreut. Zuletzt lassen sie keine bestimmte Anordnung mehr erkennen. Der Sklerenchymbelag der Bündel schwindet; es bleiben von dickwandigen Elementen nur mehr diejenigen des Holzteils. Jedoch auch sie büßen mehr und mehr an Wanddicke, die Gefäße an Lumen ein. Da die Kribralteile schon im zilindrischen Wurzelabschnitt der radialen Außenseite von Vasalteilen anliegen, kann die gleiche Lagerung in der Knolle nicht weiter auffallen.[1]) Sie ist übrigens nicht allgemein: bei den

[1]) Wohin man mit der einseitigen Verwendung eines anatomischen Verhältnisses gelangen kann, möge nachstehende Schlußfolgerung zeigen:

Die Lagerung der Kribralteile an der radialen Außenseite deutet nach Queva auf eine eventuelle Sproßnatur eines Organs. Eine derartige Anordnung findet sich in den Blattstielen von *Smilax* (Queva, l. c. pl. VIII,

innersten Bündeln ist sie weder in der Knolle noch im Übergangsteil mit absoluter Regelmäßigkeit zu finden.

Die Knolle ist von einer Korkhaut umgeben. Die Parenchymzellen des hypertrophierten Zentralstrangs sind dicht mit Stärke gefüllt. In dem (ur)meristematischen Gewebe eines Teils des Vegetationsscheitels treten gegen den Beginn der neuen Triebzeit Teilungen auf, welche ein sproßerzeugendes Meristem entstehen lassen (vergl. auch Queva.) Der Sproß durchbricht die darüber befindlichen Schichten der Knolle, nicht etwa nur der Haube. Er stellt somit eine endogene Adventivbildung dar.

Wie verhält es sich mit der angeblichen Gleichheit in der Anordnung der Gefäßbündelteile in Knolle und Sproß?

In der Knolle findet sich, wie gesagt, der Kribralteil meist, nicht immer, der radialen Außenseite des Vasalteils angelagert. In den oberirdischen Sproßteilen kann von einer entsprechenden Lagerung schon deshalb keine Rede sein, als einmal die Gefäßbündel im Kreis angeordnet, zweitens mindestens zwei Kribralteile vorhanden sind. In den unterirdischen Stengelabschnitten steigert sich diese Zahl auf meist vier. Die Bündel sind in radialer Richtung bandförmig verbreitert, die einzelnen Kribralteile durch Vasalpartien von einander getrennt. Von einer Anordnung derart, daß in den Bündeln der Sprosse die Kribralteile radial den Vasalteilen anlägen, kann also nicht gesprochen werden.

Kann vielleicht darin, daß in der Knolle die Bündel auf dem Querschnitt zerstreut erscheinen, eine Annäherung an die Struktur der Sprosse erblickt werden? Wenn es sich z. B. um eine Drazäne handelte, müßte die Frage bejaht werden. Nachdem aber bei *Dioscorea discolor* die Bündel in allen Sproßteilen einen Kreis bilden, und nachdem in dieser Frage nur ein Vergleich zwischen Wurzel und Sproß von ein- und derselben Pflanzenart zulässig ist, fällt die Antwort verneinend aus.

Die Struktur der Knolle von *Dioscorea discolor* besitzt keine Eigentümlichkeiten, die auf eine Annäherung an den Sproß der Pflanze hinweisen. Die von Queva geltend gemachte Gleichheit in der Lagerung des Kribalteils zum Vasalteil ist nicht zwischen Sproß und Knolle, sondern **zwischen Wurzel und Knolle** vorhanden.

Einige weitere Betrachtungen.

Obwohl die bisherigen Resultate keinerlei Übereinstimmung zwischen Knolle und Sproß ergaben, sind doch noch einige wichtige

fig. 30, 33, 34, 35), also sind die Blattstiele morphologisch nicht mehr dem Blatt zugehörig, sondern sie haben ihren morphologischen Wert geändert.

In Wirklichkeit hat eine ähnliche physiologische Funktion gleichartige anatomische Verhältnisse zur Folge gehabt.

Punkte zu erledigen. Die Knollen der behandelten *Dioscorea*-Arten weichen, wenn man sie als Wurzeln auffaßt, von der Durchschnitts-Monokotylenwurzel durch folgende Eigentümlichkeiten ab:

1. Die Gefäßbündel stehen nicht im Kreis.
2. Im Innern der Knolle finden sich aus Kribral- und Vasalteil zusammengesetzte Bündel.
3. Die Knolle erzeugt regelmäßig Adventivsprosse.
4. Eine unterschiedene Endodermis ist, wenigstens in einem Teil der Knolle, nicht vorhanden.

Um zunächst Punkt 1 zu erledigen, möchte ich auf die Wurzeln von *Pandanus* hinweisen. Auch hier sind die Bündel über den ganzen Querschnitt zerstreut, und das in einer normalen Wurzel.

Ad 2 sind die Wurzeln von *Dracaena fragrans*, *D. Godseffiana* und einer weiteren *D.*-Art[1]) zu nennen. Wie die Gattung *Dracaena* überhaupt eine der ältesten Monokotylenformen bewahrt haben dürfte, sind offenbar auch die Wurzeln nach uraltem Typ gebaut. Bei den drei aufgeführten Arten besitzt der Zentralzilinder außer einem äußeren, aber unregelmäßigen Bündelring noch andere, nach der Art verschieden zahlreiche, über den Querschnitt zerstreute Bündel mit 1[—3] Kribralteilen. Eine regelmäßige Orientierung der Teile in diesen mitunter ausgesprochen kollateralen Bündeln läßt sich nicht erkennen.

Was die Bildung von Adventivsprossen an Wurzeln betrifft, so ist das gelegentliche Auftreten solcher von drei Monokotylen bekannt. Göbel hat sie in der Organographie (p. 436) genannt: *Anthurium longifolium*, *Listera cordata* und *Neottia Nidus-avis*. Die Anlage des Sprosses erfolgt hier im Vegetationsscheitel, sodaß man direkt von einer Umbildung des Scheitels einer Wurzel in den eines Sprosses gesprochen hat. Göbel deutet die Erscheinung in überzeugender Weise als abweichenden Einzelfall der adventiven Sproßbildung an Wurzeln überhaupt. Die in Rede stehenden *Dioscorea*-Arten schließen sich nun in der Weise an, daß eine Erscheinung zur Regel geworden ist, welche sonst nur gelegentlich beobachtet wird.

Bei den Dikotylen sind Wurzeln, welche die vegetative Erhaltung und Vermehrung der Art übernommen haben, in größerer Zahl bekannt. Während *Pirola uniflora* und viele *Podostemonaceen* die Sprosse in einiger Entfernung vom Wurzelscheitel erzeugen (aber, soviel bekannt, in akropetaler Reihenfolge), gleicht *Thladiantha dubia* auch dadurch den untersuchten *Dioscorea*-Arten, daß die Adventivsprosse in der Nähe der Scheitels entstehen. Theoretisch bietet der Fall keine Schwierigkeit. Man kann alle adventiven Seitensprosse bis auf den oder die dem Scheitel nächststehenden unterdrückt annehmen, dann resultiert das Verhalten von *Thladiantha* und *Dioscorea*.

(Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß Göbel in der Organographie an der Wurzelnatur der *Thladiantha*-Knollen nicht zweifelt.)

[1]) In der p. 312 Anm. 2 erwähnten Arbeit als *D. surculosa* bezeichnet. Die Identität mit dieser ist mir jetzt zweifelhaft.

Ad. 4. Es sind zwar viele Sprosse mit Endodermis bekannt, aber wohl wenige Wurzeln ohne Endodermis. Ein Fall ist der von mir angeführte bei *Dracaena* sp.[1]) Der Mangel der spezialisierten Schicht wäre also ein gewichtiger Grund zur Annahme, daß den in Rede stehenden Knollen ein anderer morphologischer Wert zukäme, als der einer Wurzel. Nun haben wir jedoch gesehen, daß die Endodermis in einem bedeutenden Knollenabschnitt vorhanden ist, außerdem sich durch einen ferneren Teil als nicht differenzierte Schicht verfolgen läßt. Demnach ist auch dieser Einwand hinfällig.

Vielleicht ist es für die Auffassung der Knolle, zur Unterstützung des bereits Gesagten, nicht unwichtig, zu untersuchen, ob eine Monokotylenwurzel im allgemeinen und die Wurzel von *Dioscorea discolor* im besonderen einer derartigen Veränderung in Bezug auf den Zentralstrang fähig ist, wie sie in der Knolle der *Dioscorea* gegenüber dem zilindrischen Wurzelteil vorliegt.

Um es zu wiederholen, besteht die Veränderung einmal im Schwinden der Wandverdickungen in der Endodermis und in dem von ihr eingeschlossenen Zentralstrang. Ferner im Vorkommen von Gefäßbündeln im „Mark" und im Fehlen des typischen äußeren Bündelrings. Endlich in der enormen Vermehrung des Grundgewebes und der damit verbundenen Veränderung der äußeren Form des Organs.

Die angeführten Punkte lassen sich gemeinsam erledigen. Aus dem Inhalt der Knolle (Stärke) und aus ihrer Lebensdauer geht hervor, daß die Knolle als Speicherorgan aufzufassen ist. Untersucht man andere Organe gleicher Bestimmung, so findet man stets, daß der Querschnitt auf Kosten der Länge zunimmt. Eine Kartoffelknolle (Sproßknolle) zeigt ferner, daß fast alle Zellen dünnwandig sind, nur in den Vasalteilen finden sich dickerwandige verholzte Elemente. Die primären Bündel verlaufen ohne erkennbare Anordnung. Die aus Wurzelanschwellungen hervorgegangenen *Thladiantha*-Knollen bieten ähnlichen Befund.

Was die dikotylen Speicherwurzeln vor denen der Monokotylen auszeichnet, ist die Beteiligung von sekundären Geweben am Aufbau des Organs.[2]) Queva (p. 367) und ihm folgend Göbel (p. 182f., 185) geben allerdings für die von ihnen geprüften Arten — *Dioscorea discolor, D. eburnea, D. illustrata* — ein Teilungsgewebe an. Für *D. discolor* habe ich aber feststellen können, daß ein solches, auch in den größten Knollen, nicht vorhanden ist. Der bei der Bildung von Seitenwurzeln entstehende geringe, örtlich begrenzte Zuwachs darf nicht als durch ein Teilungsgewebe entstanden betrachtet werden, das mit dem in den (Sproß-)Knollen von *Tamus* z. B. tätigen Meristem identisch wäre.

---

[1]) Beih. z. Bot. Centralbl. XIX. Abt. I. 1905. Heft 2. p. 340.

[2]) Vgl. J. E. Weiß: Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln. (Flora. Jahrg. 63. 1880. No. 6—8.)

Die Anschwellung einer zilindrischen Wurzel zu einem knolligen Gebilde und die dabei stattfindende Auflösung des starren Zentralzilinders in ein dünnzelliges Gewebe mit zerstreut verlaufenden Gefäßbündeln konnte ich bei einem im Hamburger botanischen Garten kultivierten *Asparagus* beobachten, der mir als *A. splendens* bezeichnet ist. Die Pflanze besitzt Wurzeln, welche nahe der Basis spindelförmig angeschwollen sind. Sie entspringen dem Rhizom dünn zilindrisch, mit etwa 2 mm Durchmesser. Ihr Zentralzilinder ist im dünnen Wurzelteil verholzt; der Bündelring scheint doppelt, den inneren „Bündeln" fehlt der Kribralteil. Doch kann der Zentralzilinder noch als normal bezeichnet werden, weil das stark entwickelte „Mark" bündelfrei ist.

Die Wurzel schwillt rasch auf etwa 20 mm Durchmesser an, um nach wenigen Zentimetern wieder auf 2 mm herunterzugehen. Die Anschwellung wird durch primäre Zellvermehrung des Zentralzilinders im Vegetationsscheitel hervorgebracht. Am fertigen Organ wurden folgende Veränderungen festgestellt: die Endodermis hat ihre Wandverdickungen großenteils verloren; die peripheren Bündel zeigen nur vereinzelte starkwandige Elemente und sind durch Teile des mächtig entwickelten Grundgewebes von einander getrennt; das „Mark" besteht aus sehr dünnwandigen Zellen und enthält einige Vasalstränge, die sich vom peripheren Ring des dünnen Wurzelteils abgelöst haben.[1])

Die dünne zilindrische Fortsetzung des als (Wasser?-) Speicher dienenden knolligen Wurzelteils stimmt mit dem Basalteil überein. Der Querschnitt durch den dicken Wurzelteil zeigt einen Zentralzilinder, welchen man den abnormen zuzählen kann. Seine Entstehung gibt einen Hinweis auf die Entstehung mancher „abnormer" Zentralzilinder aus normalen, die wiederum als Ableitungen zu betrachten sind von Zentralzilindern, wie sie sich bei den früher genannten *Dracaena*-Arten finden.

Daß aber die Wurzel von *Dioscorea discolor* der gedachten Veränderungen fähig ist, lehrt die Anatomie der beschriebenen *Heterodera*-Gallen. Die früher (p. 316) geschilderten Veränderungen, welche der Zentralzilinder einer unzweifelhaften Wurzel durch die Erkrankung erleidet, haben eine Übereinstimmung der Struktur dieser Wurzelteile mit derjenigen der Knolle zur Folge. Der Zentralzilinder gewinnt durch die Vermehrung dünnwandiger Grundgewebezellen an Umfang; die Bündel sind durch solches Gewebe getrennt; die Endodermis hat ihre bezeichnenden Wandverdickungen eingebüßt.

---

[1]) Bei den Speicherwurzeln anderer Liliifloren bleibt der Zentralzilinder unverändert, das speichernde Gewebe wird durch Vermehrung der Rindenzellen gebildet, so bei *Asparagus plumosus, Doryanthes Palmeri, Yucca baccata* (hier fand ich die Speicherwurzeln an jungen Pflanzen. Ob auch alte Exemplare welche besitzen?). *Chlorophytum comosum* schließt sich ihnen an. nur verliert die Endodermis innerhalb der Anschwellung die Verdickungen der Innenwände ganz und die der Radialwände zum Teil. Umgekehrt finden sich bei den zwei erstgenannten Pflanzen starke Außenscheiden, deren reiche Zellwand-Tüpfelung einen Zusammenhang mit der wasserspeichernden Rinde vermuten läßt.

Die gleichfalls erwähnten, aus dem Perikambium hervorgegangenen, der normalen Knolle fehlenden Neubildungen sind darauf zurückzuführen, daß die befallene Stelle zu alt war, um die durch den anschwellenden Parasiten nötig gewordene Zellvermehrung durch primäres Dickenwachstum zu erzeugen. In jungen, dem Vegetationsscheitel benachbarten Gallen konnte ich dagegen eine bedeutende primäre Zellvermehrung feststellen. In den Gallen ist stets eine mehr oder minder bedeutende Reduktion der Bündel und oft eine Verlagerung des Kribralteils gegen den Vasalteil zu bemerken.

Ganz ähnlich sind die von Treub an den Wurzeln von *Saccharum officinarum* (vgl. Anm. 2 auf S. 316) gemachten Beobachtungen, denen sich Cavaras[1]) Befunde an einer dikotylen Pflanze anschließen. Schließlich einige Worte über ein bekanntes, von Sachs[2]) ausgeführtes Experiment. Sachs erreichte bei *Cucurbita maxima* durch Entfernen aller Sproßvegetationsscheitel, daß die am Blattstielgrund vorhandenen Wurzelanlagen auswuchsen und sich in Knöllchen umwandelten, wobei die Wurzelhaube schwand und sich der Gefäßbündelstrang in einen Kreis durch Grundgewebe isolierter Bündel auflöste. Sachs betont die zwischen den Knöllchen und den Sprossen bestehende Strukturähnlichkeit.

Man könnte mir entgegenhalten, daß man die Strukturänderung, die ein Organ durch den Eingriff eines Schädlings erlitten, doch nicht mit einer von der Pflanze aus inneren Gründen veranlaßten vergleichen könne.

Warum aber nicht? In den älchenkranken Wurzeln findet eine durch die Parasiten hervorgerufene Nährstoffstauung statt. Bei dem von Sachs gemachten Eingriff ebenfalls, verursacht durch das Entfernen der Sproßvegetationsscheitel. In den Wurzelspitzen von *Dioscorea discolor* usw. zum dritten desgleichen durch die Einstellung des Längenwachstums. Daß in den zwei ersten Fällen der Anstoß zum Verlassen der Norm von außen, im dritten Fall aus dem Innern der Pflanze heraus erfolgt, macht keinen schwerwiegenden Unterschied. Denn im Grund ist in allen drei Fällen die auftretende Neubildung auf das innere Vermögen der Pflanze zurückzuführen, derartige Änderungen zu erzeugen. Da nun die durch äußere Einflüsse verursachten Änderungen in Anordnung und Struktur der Gewebe nicht aus dem Rahmen des der Pflanze Möglichen hinausfallen können,[3]) so ist auch damit zu rechnen, daß eine solche Änderung normal auftreten kann. Der Fall liegt bei der Wurzelknolle von *Dioscorea discolor* usw. vor.

---

[1]) Cavara F.: Über die von *Heterodera radicicola* (Greef) Müll. verursachten Wurzelknollen an Tomaten. (Sorauers Zeitschr. f. Pflanzenkrankheiten, V. 1895.)

[2]) Sachs, Ges. Abh. II. p. 1172.

[3]) Vgl. Göbel, Organographie. p. 173

Schlußfolgerung.

Die hauptsächlichen Gründe für die Annahme einer morphologischen Mittelstellung der Knolle einiger *Dioscorea*-Arten zwischen Sproß und Wurzel waren das Vorhandensein von isolierten Gefäßbündeln, deren Kribralteil meist der radialen Außenseite des Vasalteils angelagert ist, an Stelle eines kompliziert gebauten, eine mechanische Einheit bildenden Zentralstrangs; worin man eine Annäherung an den Sproß erblicken zu müssen vermeinte. Ferner das abweichende Verhalten der Knolle durch Erzeugen von Adventivsprossen aus dem Gewebe des Vegetationsscheitels. Drittens das Vorhandensein eines der Wurzel fehlenden Meristems.

Alle diese der Knolle eigenen oder ihr zugeschriebenen, sie von der Wurzel trennenden Eigentümlichkeiten sind im Vorstehenden geprüft und teils als belanglos, teils als nicht vorhanden befunden worden. Das Ergebnis der Untersuchung läßt sich in folgende Worte fassen:

1. Der morphologische Wert der Knollen, welche bei *Dioscorea discolor* und der zweiten untersuchten Art am apikalen Ende stärkerer zilindrischer Wurzeln entstehen, ist der von Wurzeln.

2. Die stärkeren Wurzeln der genannten Arten gliedern sich in zwei Teile von verschiedenem physiologischen Wert. Der eine Teil stellt ein zilindrisches Organ dar, welches die Struktur einer Nährwurzel besitzt; der andere entsteht am freien Ende des vorigen und ist als knollenförmiges Speicherorgan entwickelt.

3. Der knollige Teil hat demnach eine Wertänderung erfahren, indem er zwar nicht einen anderen morphologischen, **aber einen vom früheren verschiedenen physiologischen Wert** erhalten hat.

Da nach Quevas und Göbels Zeugnis *D. eburnea* und *D. illustrata* mit *D. discolor* übereinstimmen, haben diese Sätze auch für sie Geltung.

Als Nebenergebnis hat sich die Befähigung der Wurzelbasen genannter *Dioscorea*-Arten zu sekundärem Dickenwachstum herausgestellt. Dem Dickenwachstum liegt ein rindenbürtiges, dem der Drazänenwurzeln entsprechendes Meristem zu Grund.

Hamburg, 22. September 1906.

Eine Bemerkung zu der Abhandlung von A. Laage „Bedingungen der Keimung von Farn- und Moossporen“.

Von

K. Goebel, München.

In Heft 1 des Bandes XXI der „Beihefte zum botanischen Centralblatt“ erschien die oben genannte Abhandlung, welche sich unter anderem mit den Keimungsbedingungen der Moossporen beschäftigt. Der Verfasser kennt in dieser Beziehung nur die Arbeiten von Forest Heald und Schulz.

Meine Angaben über *Funaria*,[1]) welche der Abhandlung von Forest Heald vorangingen, sind ihm ganz unbekannt geblieben. Es sei deshalb hier erwähnt, daß in der unten zitierten Abhandlung gezeigt wurde,

1. daß *Funaria*-Sporen im dunkeln auf Agar-Agar mit anorganischer Nährstofflösung keimen können (aber der Keimling eine nur unbedeutende Größe erreicht) (Fig. VIII A);
2. daß bei Glukosezusatz relativ große Protonemen mit mächtiger Stärkespeicherung erzogen werden können, an denen aber die Bildung von Moosknospen nicht auftrat. Diese ist auch Laage nicht gelungen, dessen Versuche die meinigen in erwünschter Weise ergänzen.

---

[1]) Über Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. (Sitzungsberichte der math.-phys. Klasse der k. bayer. Akademie der Wissenschaften. Bd. XXVI. 1896. p. 459 ff.) (Vergl. auch Flora Bd. LXXXIII, Heft 1 [erschienen am 28. Oktober 1896], p. 74.)

Zu der Abhandlung: „Die Atmung der Pflanzen“ von Dr. J. Hruby (Beihefte Bd. XXI).

Durch die Veröffentlichung der genannten Abhandlung sehr unangenehm überrascht, fühle ich mich zu der Erklärung gedrängt, daß zwar die wenigen vom Verfasser vorgebrachten Versuche tatsächlich in meinem Laboratorium ausgeführt wurden, daß ich aber zur Veröffentlichung dieser Arbeit meine Einwilligung nicht gegeben habe. Die Verantwortung für deren Inhalt hat somit der Autor allein zu tragen.

Wien, 23. März 1907.

Prof. **J. Wiesner**,
Pflanzenphysiol. Institut der Universität.



